ISSN 1346-9894

水研センター研報
Bull.Fish.Res.Agen.

水産総合研究センター
研究報告

39

平成27年３月

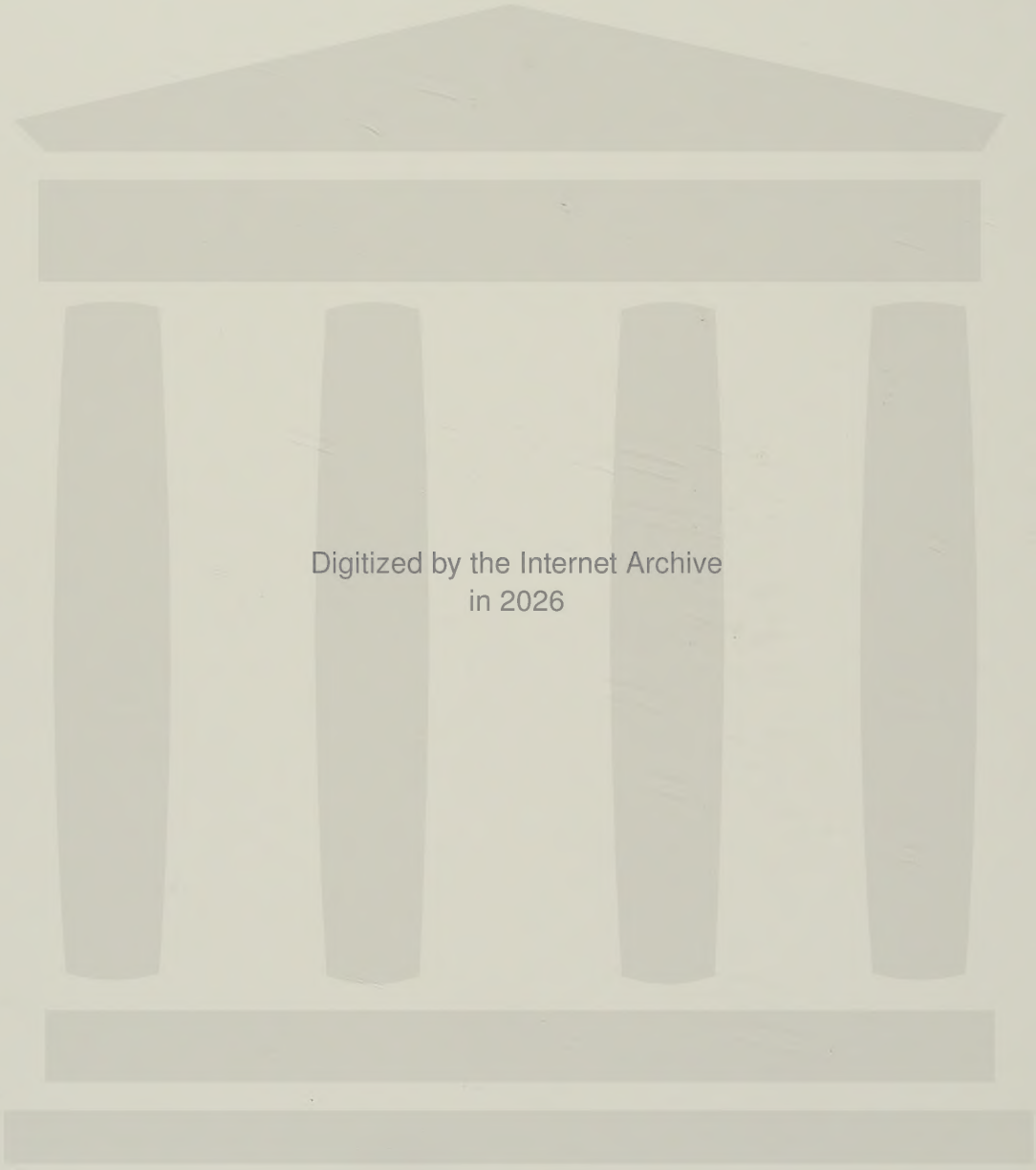
BULLETIN OF FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 39
March 2015

特集：「日本系サケ地域個体群の増殖と生物特性」

NOAA IRC Library
Pacific Islands Fisheries Science Center
Received 30 Jun 2015

独立行政法人 水産総合研究センター
神奈川県横浜市
FISHERIES RESEARCH AGENCY
Yokohama, Kanagawa, Japan



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/bulletin-japan-fisheries-research-education-agency_2015-03_39

水産総合研究センター研究報告

第39号　　平成27年3月

特集：日本系サケ地域個体群の増殖と生物特性

目　次

序論　浦和茂彦・髙橋昌也 …… 1

サケ資源の現状
永沢　亨 …… 3

日本系サケの海洋における分布と回遊
浦和茂彦 …… 9

日本系サケの遺伝的個体群構造
佐藤俊平・浦和茂彦 …… 21

日本系サケ地域個体群におけるふ化放流の現状
髙橋昌也 …… 49

日本系サケの生物学的特性
斎藤寿彦・岡本康孝・佐々木　系 …… 85

和文要旨 …… 121

水研センター研報，第39号，1－1，平成27年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 39, 1-1, 2015

特 集　日本系サケ地域個体群の増殖と生物特性

序　論

浦和　茂彦[*1]・高橋　昌也[*1*2]

Preface

Shigehiko URAWA [*1] and Masaya TAKAHASHI [*1*2]

サケ（*Oncorhynchus keta*）にとって日本は分布の南限域であり，その生息環境は日本海，オホーツク海や太平洋沿岸の地域間で大きく異なり多様である。日本系サケは7地域個体群（オホーツク，北海道日本海，根室，えりも以東，えりも以西，本州太平洋，本州日本海）に分かれることが，アロザイムやマイクロサテライトDNAによる集団遺伝学的解析により示されている（Beacham *et al.*, 2008, 佐藤・浦和, 2015）。各地域個体群は生息環境に対応した多様な生物特性を有することが想定され，こうした地域個体群の保全がサケ資源の安定的維持と利用に重要と考えられる。サケ属魚類の保全管理方策を検討する基礎データとして，北米では各魚種について地域個体群毎に生物特性等がレビューされ，ステータス・レポートとして出版されている（例えば，サケについてはJohnson *et al.*, 1997）。しかし，日本ではそのような総括的レビューが行われていないため，地域個体群の特性が十分には理解されていない。

日本系サケ資源は，その多くが人工ふ化放流により維持されている。しかし，不適切なふ化放流が行われると，地域個体群の持つ特性が失われ，将来にわたり資源を利用する上で大きな損失となる可能性がある。そのため，各地域個体群の持つ特性を正しく理解し，これらを保全することの重要性を認識する必要がある。

このステータス・レポート「日本系サケ地域個体群の増殖と生物特性」は，水産総合研究センターが収集したモニタリングデータや既知の情報を基に，日本系サケの遺伝的特性，増殖，生息環境や資源動態について地域間で比較し，各地域個体群の増殖実態，生息環境や生物特性を明らかにすることを目的とする。

文　献

Beacham T. D., Sato S., Urawa S., Le K. D., and Wetklo M., 2008: Population structure and stock identification of chum salmon *Oncorhynchus keta* from Japan determined by microsatellite DNA variation. *Fish. Sci.*, **74**, 983-994.

Johnson O. W., Grant W. S., Kope R. G., Neely K., Waknitz F. W., and Waples R. S., 1997: Status review of chum salmon from Washington, Oregon, and California. U.S. Dep. Commerce, NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC No. 32.

佐藤俊平，浦和茂彦，2015：日本系サケの遺伝的個体群構造．水産総合研究センター研究報告，**39**，21-47.

2014年11月14日受理（Received on November 14, 2014）

*1 独立行政法人水産総合研究センター北海道区水産研究所　〒062-0922 札幌市豊平区中の島2条2丁目（Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan）

*2 現所属：水産庁増殖推進部研究指導課　〒100-8907 東京都千代田区霞が関1－2－1（Fisheries Agency of Japan, 1-2-1 Kasumigaseki, Chiyoda-ku, Tokyo 100-8907, Japan）

水研センター研報，第39号，3－7，平成27年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 39, 3-7, 2015

サケ資源の現状

永沢 亨*

Present status of chum salmon stocks

Toru NAGASAWA *

Abstract: Among species of Pacific salmon, chum salmon rank second only to Chinook salmon in having the largest adult body size and second to pink salmon in highest abundance. Chum salmon also have the widest geographic distribution of all Pacific salmon species. Two major seasonal groups, summer chum and autumn chum, are recognized in Asia and North America. In Asia, summer chum salmon are native to Kamchatka, northern Okhotsk coast, northeastern Sakhalin, and the Amur River regions. Autumn chum salmon are native to Japan, the southern coast of Sakhalin, Korea, and the Amur River.

The coastal commercial catches of chum salmon have remained at historically high levels of abundance in the North Pacific since the 1990s. The relative abundance of chum salmon varies decreases from north to south in both Asian and North America. Favorable ocean conditions and improved hatchery programs have supported overall high abundance levels of Asian chum salmon, but in some southern regions adult returns have decreased since the mid 2000s. Hatchery releases of chum salmon have been constant in Japan since the mid 1980s. In contrast, hatchery releases have increased in Russia since the mid 2000s.

北日本における最重要漁業資源の一つであるサケ，*Oncorhynchus keta*（Walbaum）はサケ科のサケ属に分類される。標準和名であるサケの他，シロザケ，アキアジ，秋サケ，シャケなどとも呼ばれている。また，オオメマス（本州太平洋側での呼称），トキシラズおよびケイジはいずれも索餌回遊中の本種であり，オオメマス，トキシラズは春から夏にかけて漁獲されたもの，ケイジは秋に成魚に混じって漁獲される未成熟個体を指す。属名の*Oncorhychus*はギリシャ語が語源で，oncos（鉤）＋rynchos（鼻）で鉤鼻という意味であり，種小名の keta はカムチャッカ半島での地方名から来ている。また，英名は chum salmon あるいは dog salmon で，後者は繁殖期の雄の歯が犬歯状に良く発達する特徴に由来するという説がある。河川生活期の稚魚の外見的特徴としては，体高が低くほっそりしており，パーマークも細いことがあげられる。未成魚～索餌期の成魚では尾柄が比較的細く，鰭や体に黒色点がないことや，尾鰭に白色放射状が出現するという特徴がある。産卵期が近づき成熟が進むと，体側に暗赤褐色の斑紋が表れ，ブナと呼ばれるようになる。本種はサケ属の中ではマスノスケ（*O. tshawytscha*）に次いで大きくなることが知られており（Salo, 1991），日本では尾叉長で65 cm，体重3.5 kg前後が平均的だが，大きな個体では尾叉長1 m，体重で20 kgを越えるものも報告されている。日本のサケ資源は主にふ化放流事業によって維持されているが（小林，2009），近年では自然産卵に由来する回帰魚も無視できない量になってきた（森田ら，2013）。また，北米側やロシアにおいては自然産卵由来魚が資源の主体であるが，ロシアにおいては2006年以降サケのふ化放流尾数が急激に増加している（NPAFC, 2010）。日本におけるサケの各地域個体群の分析に先立ち，サケの地理的分布お

2014年12月3日受理（Received on December 3, 2014）
* 水産総合研究センター北海道区水産研究所 〒062-0922 札幌市豊平区中の島2条2丁目（Hokkaido National Fisheries Research Institute, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan）

よび世界的に見た場合のサケ資源の現状について俯瞰してみたい。なお，本報告において扱う「資源」とは主に個体群サイズを指す。

サケの地理的分布

サケはサケ属の中で最も分布範囲が広く，アジア側の韓国から北米側のカリフォルニアまでの太平洋および付属海に広く分布する。北極海側でも西はロシアのレナ川，東は北米のマッケンジー川まで広く出現する（Neave *et al.*, 1976; Salo, 1991, Fig. 1）。日本での遡上南限記録は鹿児島川内川であるが（四宮ら，2003），例年遡上が見られるのは日本海側が佐賀県（佐賀県環境生活局，2004），太平洋側では千葉県が南限である。遺伝学的解析から見て，現在日本のサケは大きく７つあるいは８つの地域個体群に分けられると考えられている（Beachum *et al.*, 2008; Sato *et al.*, 2014）。サケは全てが降海型で繁殖後死亡し，天然での河川型，河川残留型や陸封型は知られていない。サケは分布域が広いこともあり遡上・産卵時期が集団によって異なる場合があり，一般的には北方で遡上・産卵時期が早く，南方では遅い傾向がある。遡上期の中心が７月～８月のものが夏サケ，９月以降に遡上期の中心があるものが秋サケと呼ばれ，成長，孕卵数，卵サイズなどに差が認められている（Lovestikaia, 1948; 佐野，1966; Salo, 1991; Gritsenko, 2002）。アジア側において秋サケは日本，韓国，沿海州，サハリンおよびアムール川で見られ，夏サケはカムチャッカ半島，オホーツク海北部沿岸，サハリン北部およびアムール川に分布する。アムール川は夏サケと秋サケが共に遡上する河川として知られており，これより北方には夏サケが，南方には秋サケが主に分布する。アムール川のように両方のタイプが共存する大きな河川では，秋サケは夏サケよりも上流まで遡上し，主に湧水域で産卵するが，夏サケはより下流の支流において特に湧水域を選択せず，河川水が浸透する河床で産卵する。アムール川水系では夏サケは秋サケよりも成長が遅く，平均サイズも小さく，孕卵数も少ない。日本のサケは基本的に秋サケに含まれ，4～10℃の水温が安定した湧水域での産卵が多いが，遡上時期の早い群では水温が冬季に１℃前後まで低下する礫域で行われる夏サケに近い産卵生態を示す例も報告されている（鈴木，2008）。

北太平洋各国におけるサケの資源状態

1970年代後半以降から1990年代半ばにかけて，世界のサケ沿岸漁獲量は約10万トンから30万トン以上へと３倍以上に増加し，その後も増減はあるものの27－37万トンと高水準を維持してきた（Fig. 2）。国別に見ると1970年代から1990年代にかけての増加は日本の沿岸漁獲量によるものが大であり，1989－1991年は北太平洋全体のサケ漁獲量の70%以上を日本が占めていた。この時期ロシアおよびアラスカ沿岸における漁獲量も徐々に増加したが，カナダやワシントン・オレゴン・カリフォルニア（WOC）等のアラスカを除くアメリカ合衆国の漁獲は明瞭な増加傾向は示さなかった。2000年代に入るとロシアの漁獲量が急増し，2007年以降は５万トン以上となり近年は10万トンに近い漁獲量となっている。またアラスカの漁獲量も1990年代半ば以降５万トン以上で推移している。一方，アラスカを

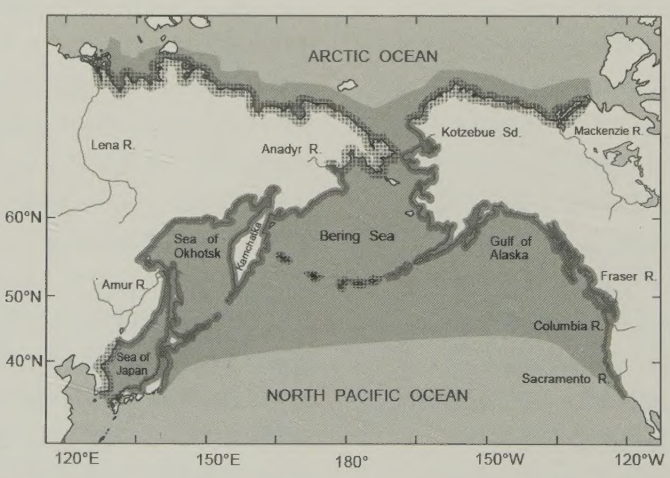


Fig. 1. Map showing generalized freshwater and ocean distribution of chum salmon (modified after Neave *et al.*, 1976). Light shade: ocean distribution, dark shade: relatively continuous spawning area, tile shade: extreme locations where chum salmon have been observed.

除く北米側のサケ漁獲量は2005年以降4,000～20,000トンと２万トン未満で推移している。日本の沿岸漁獲量は1993年以降変動しながらも15万トンを超え，多い年には20万トンを越える漁獲量で推移してきたが，近年はやや漁獲量が低下し，北太平洋全体に占める割合も40%程度となっている。このように，2000年代以降，沿岸漁獲量の推移を指標とした場合のサケの資源は全体として高水準を維持しているものの，アジア側，北米側ともに北高・南低の傾向となっている。

1970年代以降のさけ・ます類資源の増大には1976/1977年のレジームシフトによる生息環境の好転に加え，日本を中心とするふ化放流事業の成功がサケ漁獲量の増加をもたらしたと考えられてきた（Beamish and Bouillon, 1993; Mantua *et al.*, 1997; Kaeriyama, 1998）。サケ資源に影響を与える中長期的な環境変化の指標としては，PDO（Pacific Decadal Oscillation：太平洋十年規模振動）が良く用いられる（Mantua *et al.*, 1997）。PDO指数が正のとき，海面水温は、北太平洋中央部で平年より低くなり，北太平洋東部や赤道域で平年より高くなる傾向がある。また，

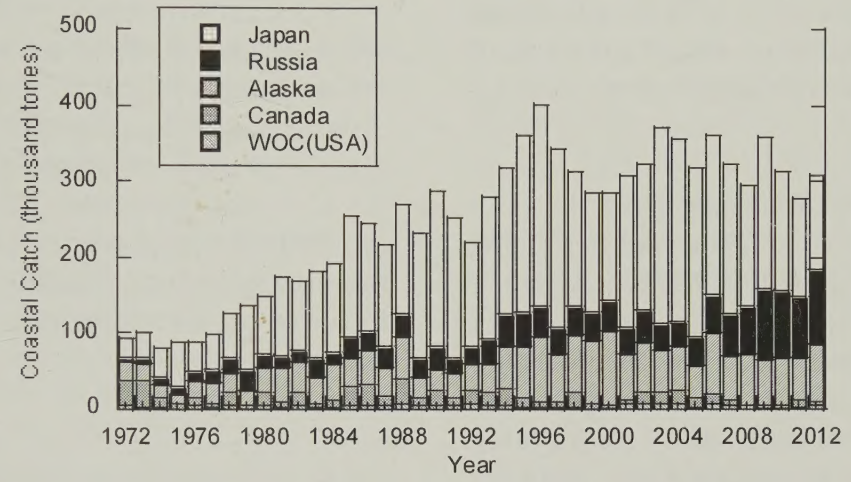


Fig. 2. Annual North Pacific coastal commercial catch of chum salmon (thousand of tones) by main countries from 1972 to 2012 (source: Irvine *et al.*, 2012).
WOC: Washington, Oregon and California States.

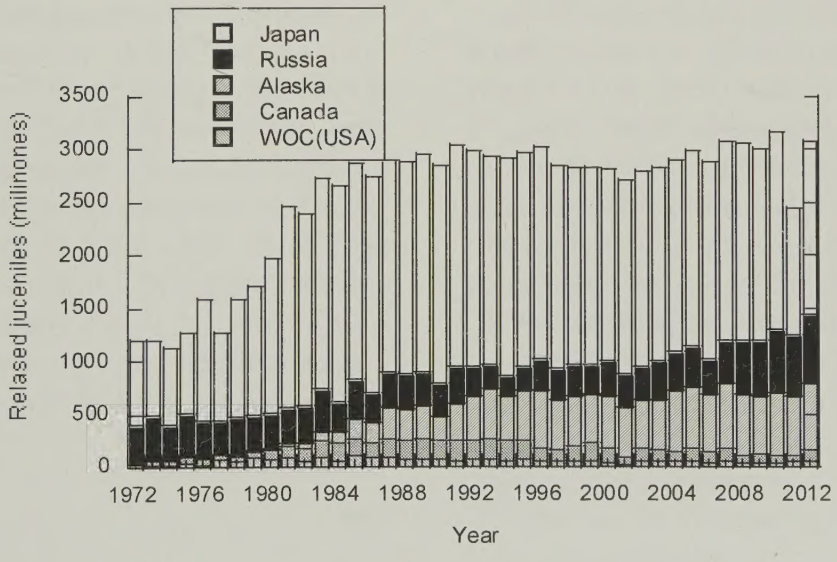


Fig. 3. Annual North Pacific hatchery chum salmon releases (million of fish) by main countries from 1972 to 2012 (source: Irvine *et al.*, 2012).
WOC: Washington, Oregon and California States.

PDO指数は冬・春におけるアリューシャン低気圧の強さとも関連しており，指数が正の時には低気圧が強い傾向にある。一般的にはPDOの偏差がプラスの年代がさけ・ます類にとって好適と考えられており，1976／1977以降は近年まで正の偏差となっていた。

このように近年の北太平洋におけるさけ・ます資源の歴史的高水準は好適な海洋環境によって支えられてきた面が強いが，指標として用いられる冬期（２月）のPDO偏差が2006／2007年以降はマイナス（1976／1977年のレジームシフトと逆相）となる傾向が認められており，初期生残率の低下や潜在的な餌料生物の減少等を通じて今後のさけ・ます資源の動向に悪影響を与えることが懸念される。また日本列島周辺では回帰時期の高水温（永沢，2010）や春季における水温の急激な変化（上昇）等のより局地的な変化についても注視する必要がある。

北太平洋各国におけるサケの増殖

北太平洋全体のさけ・ます種苗の放流量は2012年現在で約50億尾となっており，うち31億尾（約62%）をサケが占めている（Fig. 3）。1972年以降のサケ種苗全体の放流数の経年変化を見ると，1972年の約12億尾から1985年の28億尾に増加後，2000年頃までほぼ一定で推移し，その後緩やかに増加に転じ，2007年以降は東日本大震災の影響により日本放流種苗の一部が失われた2011年を除いて約30億尾で推移している。国別に見ると，日本の放流数が1972（全体の約66%）年以降一貫して過半（2012年約53%）を占めており，全体の放流尾数の変化も日本の放流尾数の変化にほぼ同調している。アラスカにおけるサケのふ化放流数は1980年に入って増加し，1995年に約５億尾に達した後に4.5－6.3億尾の範囲で推移している。カナダのサケ放流数は1980年代前半にかけて増加した後，年による変動はあるものの，2.1－5.6億尾の範囲で推移している。またワシントン・オレゴン・カリフォルニア等（WOC）のアラスカ以外のアメリカ合衆国でのサケ放流数は1985年の約1.1億尾を除くと２千万～６千万尾と低い範囲で推移している。ロシア（旧ソ連）のサケ放流数は1972－1991年に2.8－4.2億尾の範囲で推移していた。ソ連崩壊後の1992年以降，ロシアの放流数は2.3－3.1億尾と以前よりも減少した放流数で推移していたが，2000年以降はサハリン州を中心に増加に転じ，2005年には５億尾，2012年には６億尾を超えるなど，現在ではアラスカの放流数にほぼ匹敵している。近年ロシアのさけ・ますふ化場は近代化が進み，日本のふ化場と同様な施設や増殖技術が導入されている（吉光，2005）。また，旧ソ連時代には親魚を十分に選別せずに過熟卵が事業に用いられていることや検卵が十分に行われていないなどの問題点も散見されたが，2000年以降にロシアのふ化場を視察したものの意見では管理も十分に行き届いているとのことでであった。したがって近年のロシアにおけるサケ放流種苗は旧ソ連時代よりも良質と想定され，放流数の増加と相まってサケの種苗放流効果は大きく増大している可能性がある。ロシアと日本を中心としたアジア側のサケ種苗放流数は東日本大震災の影響を受けた2011年を除き1981年以降一貫して20億尾を超えており，北太平洋全体の70%以上を占めている。サケの増殖がアジア側で盛んで，重要な漁業資源として期待されていることはこのデータを見ても明らかである。一方，ロシア系サケと日本系サケは降海後１回目の夏と冬の生息場がオホーツク海や西部北太平洋において重複することを始めとし（Shuntov and Temnykh，2008），主要な索餌域であるベーリング海等でも潜在的な競争者にあると考えられる。したがってアジア側におけるふ化放流数の増加は，両者の競合関係を激化させる可能性があるため，幼魚や未成魚の成長および回帰率の変化等の資源動態についてのモニタリングの重要性が増している。

まとめ

近年，日本系のサケについては沿岸への回帰尾数の減少，地域別の来遊数の差の拡大等が問題となっているが，北太平洋全体としてみたサケ資源は依然高水準を維持している。この要因としてはレジームシフトに代表されるような中長期的な環境変動が現在のサケにとって有利に働いていること，日本，ロシアおよびアラスカを中心としたふ化放流事業が資源添加に結び着いていることなどが想定されている。しかし，海洋環境がサケに不適な環境に変化した可能性があること，北高・南低の地域差がみられることなどに加え，2012年漁期には日本へ回帰したサケの顕著な小型化（平均体重の減少）などの現象も起こっていることから（斉藤ら，2014），他国のサケ資源と混交する海域での競合関係なども想定される（Ishida *et al.*, 1993; Urawa *et al.*, 2009）。したがって，日本系サケ資源の動向を正確に把握するためには，沿岸域だけではなくベーリング海を含む北太平洋全体での情報収集が欠かせない。

謝辞

本報告の英文抄録を校閲いただいたK. W. Myers 博士に感謝申し上げる。

文献

Beacham T. D., Sato S., Urawa S., Le K. D., and Wetklo M., 2008: Population structure and stock identification of chum salmon *Oncorhynchus keta* from Japan determined by microsatellite DNA variation. *Fisheries Science,* **74**, 983-994.

Beamish R. J. and Bouillon D. R., 1993: Pacific salmon production trends in relation to climate. *Can J. Fish. Aquat. Sci.,* **50**, 1002- 1016.

Gritsenko O. F., 2002: Diadromous fishes of Sakhalin (systematic, ecology, and fisheries). VNIRO publishing, Moscow. 248 p.

Irvine J. R., Tompkins A., Saito T., Seong K. B., Kim J. K., Klovach N., Bartlett H., and Volk E., 2012: Pacific Salmon Status and Abundance Trends - 2012 Update. NPAFC Doc. 1422. Rev. 2, 90 pp. (Available at http://www.npafc.org).

Ishida Y., Ito S., Kaeriyama M., McKinnell S., and Nagasawa K. 1993. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.,* **50**, 290-295.

Kaeriyama M., 1998: Dynamics of chum salmon *Oncorhynchus keta*, populations relased from Hokkaido, Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 90-102.

小林哲夫, 2009：日本サケ・マス増殖史. 北海道大学出版会, 札幌. ix+310 p.

Lovestikaia E. A., 1948. Data on the biology of the Amur chum salmon. *Izvestiya TINRO*, **27**, 115-137 (in Russian).

Mantua N. J., Hare S. R., Zhang Y. J., Wallace J. M., Francis R. C., 1997: A Pacific-interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bull. Am. Metorol. Soc.*, **78**, 1069-1079.

森田健太郎，高橋悟，大熊一正，永沢　亨，2013：人工ふ化放流河川におけるサケ野生魚の割合推定. 日本水産学会誌, **79**, 206-213.

永沢　亨, 2010：日本の秋サケ資源にみられる来遊不順. ていち, **117**, 70-80.

Neave F., Yonemori, T., and Bakkala R., 1976: Distribution and origin of chum salmon in offshore waters of the North Pacific Ocean. Int. *NorthPac. Fish Comm. Bull.*, **35**, 79 p.

佐賀県環境生活局, 2004：佐賀県レッドリストRed List 2003. 佐賀県. 60 p.

斎藤寿彦，渡邉久爾，佐々木系，高橋史久，鈴木　健吾，2014：サケ（シロザケ）日本系. 平成25年度国際資源の現況.（Available at http://kokushi.job.affrc.go.jp/index-2.html）

Salo E. O., 1991: Life history of chum salmon. *in* Groot C., Margolis L. (eds). Pacific Salmon Life Histories. UBC Press, Vancouver. pp. 233-309.

佐野誠三, 1966：北太平洋のさけます—第3部, 北太平洋さけますの生活史の検討3. 極東産しろざけ. 北太平洋漁業国際委員会研報, **18**, 33-45.

四宮明彦, 真鍋尚也, 櫻井　真, 2003：鹿児島県西岸で捕獲された成熟サケ. 魚類学雑誌, **50**, 147-151.

Sato S., Templin W. D., Seeb L. W., Seeb J. E., and Urawa S., 2014: Genetic structure and diversity of Japanese chum salmon populations inferred by single nucleotide polymorphism markers. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **143**, 1231-1246.

Shuntov V. P., and Temnykh O. S., 2008: Pacific salmon in the costal marine and ocean ecosystem. Vol 1. TINRO Center, Vladivostok. 479 p (in Russian).

鈴木俊哉, 2008：自然再生産を利用したサケ資源保全への取り組み. SALMON情報, **2**, 3-5.

Urawa S., Sato S., Crane P. A., Agler B., Josephson R., and Azumaya T., 2009: Stock-specific ocean distribution and migration of chum salmon in the Bering Sea and North Pacific Ocean. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **5**, 131-146.

占光昇二, 2005：サハリン州および択捉島のサケ・マス増殖事業. さけ・ます資源管理センター技術情報, **171**, 51-57.

水研センター研報，第39号，9－19，平成27年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 39, 9-19 2015

特 集　日本系サケ地域個体群の増殖と生物特性　2

日本系サケの海洋における分布と回遊

浦和　茂彦*

Ocean distribution and migration of Japanese chum salmon

Shigehiko URAWA *

Abstract: The migration route of Japanese chum salmon (*Oncorhynchus keta*) has been estimated using recent information on fish abundance, otolith marks and genetic stock identification (GSI) of mixtures sampled on the high seas. Japanese chum salmon globally shift their marine distribution depending on the life stage and season. Juvenile chum salmon leave from the coastal areas in the spring and early summer, and inhabit in the Okhotsk Sea during the summer and fall. With the decrease of surface seawater temperature (SST) in November, juveniles move to the western North Pacific Ocean, where they are distributed in a narrow area of SST 4-6°C during the first winter. After the first wintering, young chum salmon (ocean age 1) migrate to the Bering Sea by the next summer for feeding. In the late fall, immature chum salmon move southeast to the Gulf of Alaska for their second wintering. They migrate between the summer feeding ground in the Bering Sea and the winter habitat in the Gulf of Alaska until they return to natal rivers in Japan through the Bering Sea for spawning. Intensive research on the survival mechanism of juvenile chum salmon migrating to the Okhotsk Sea and the long-term monitoring of salmon stocks in the major feeding waters in the Okhotsk Sea and Bering Sea are indispensable for the sustainable salmon fishery management in Japan.

Key words: Japanese chum salmon, ocean migration, genetic stock identification, otolith mark

サケ（シロザケ, *Oncorhynchus keta*）は北日本の沿岸漁業にとって重要な魚種であり，毎年約18億尾のサケ稚魚が日本のふ化場より放流されている。日本系サケの回帰資源量は，1996年に8,859万尾と史上最高を記録したが，最近は4年連続して減少するなど放流数がほぼ一定にも関わらず変動がみられる（永沢, 2015）。また，産卵回帰するサケの年齢や体サイズにも変動がみられ，海洋における環境収容力，種間や種内相互関係，気候変動の影響などが懸念されている。日本系サケの海洋生態系における位置付けや資源変動要因を究明するためには，まず海洋における回遊経路と分布域を知る必要がある。

日本系サケは北太平洋を広範囲に回遊することが沖合での標識放流により確認されているが，沿岸を離れた幼魚の回遊経路，越冬場所，未成魚や成魚の主な摂餌場所など生残と成長に関わる分布情報は長い間不明だった。しかし，公海さけ・ます漁業が全面禁止された1992年以後，遠洋水産研究所（現在は北海道区水産研究所）が行った沖合分布調査と近年発達した系群（個体群）識別技術により，日本系サケの全海洋生活史を通した移動と分布が解明されつつある。ここでは，遺伝的系群識別と耳石標識を利用して行った日本系サケの回遊経路に関する研究成果を総説すると共に，各回遊ステージにおける研究課題を整理した。

系群識別法

海洋に分布するサケの主な系群識別方法は，(1)外部

2014年11月14日受理（Received on November 14, 2014）
* 独立行政法人水産総合研究センター北海道区水産研究所　〒062-0922 札幌市豊平区中の島2条2丁目（Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan）

標識放流，(2)生物標識，(3)耳石標識，(4)鱗相分析，(5)遺伝的系群識別がある。これまでは，主に沖合における標識放流により日本系サケの分布情報が得られてきた。しかし，再捕されるのは大部分がその年に産卵のため母川回帰する成魚であり，幼魚や未成魚の分布についてはほとんど知られていない。また，標識放流を行う海域も限定され，再捕努力には地域差があるため系群組成を推定することはできなかった。これを補う方法として開発されたのが，遺伝的系群識別と耳石温度標識である。

遺伝的系群識別　遺伝的系群識別法は，サケ属魚類が母川回帰するために河川あるいは地域個体群毎に遺伝子頻度が異なることを利用して混合群の個体群組成を推定する方法であり，天然魚やふ化場魚さらには稚魚から成魚までほぼ全生活期において使用できる。サケについては，各国研究者の協力によりアジアから北米まで主要な地域個体群をカバーする約300河川個体群からアロザイム多型20遺伝子座の基準データが作り上げられた（Kondzela *et al.*, 2002）。判別できる地域個体群は日本系，ロシア系4個体群，北米系7個体群であり，地域個体群の判別精度は82-96%である。ミトコンドリアDNA調節領域の変異性（ハプロタイプ）を迅速に検出できるマイクロアレーが開発されたが（Moriya *et al.*, 2005），識別できる地域個体群は日本，ロシア，北米の3地域個体群に留まる。さらに，サケの河川個体群まで識別できるマイクロサテライトDNAによる系群識別法が開発されているが（Beacham *et al.*, 2008a, 2008b, 2009a），汎用性がやや乏しい。このような状況の中で，最近注目されているのがSNP（一塩基多型）法で，有効なSNPのスクリーニングと基準データの整備が進行している（Seeb *et al.*, 2011; Sato *et al.*, 2014）。

耳石温度標識　耳石温度標識は，水温を変化させることにより耳石に識別可能な標識パターンを作る方法である。水温を下げれば暗いリングが，逆に水温を上昇させれば明るいリングが耳石に形成される（Fig. 1; 浦和, 2001）。2時間から数日間のサイクルで飼育水を冷却するか加熱して水温を4℃前後変化させることにより，バーコード状のさまざまなパターンを耳石に記録することができる。

ふ化場で飼育されるサケ属魚類は，標識可能な発眼卵から仔魚期まで孵化槽などで集約的に飼育されているので，大量に温度標識を行うのに向いている。日本では，耳石温度標識されたサケ稚魚が1999年春にはじめて放流され，標識放流数はその後大幅に増加した（Fig. 2）。2013年春には各地のふ化場から約2億3000

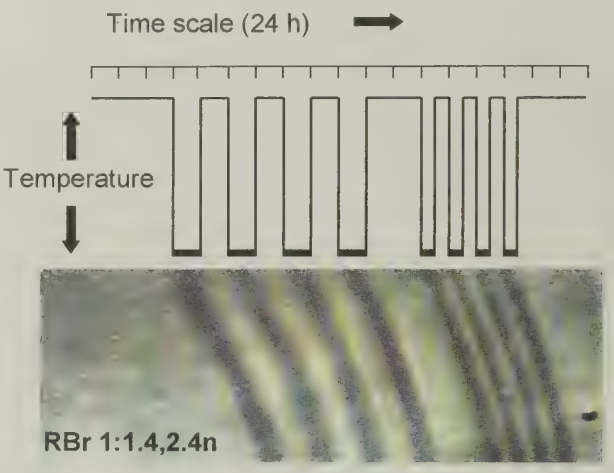


Fig. 1. Thermal otolith marks in the otolith of chum salmon. During the eyed egg stage, 4 thick rings were created by decreasing 4°C at 24 h intervals. After a 48 h interval, 4 thin rings were created by decreasing 4°C at 12 h intervals (cited from Urawa, 2001).

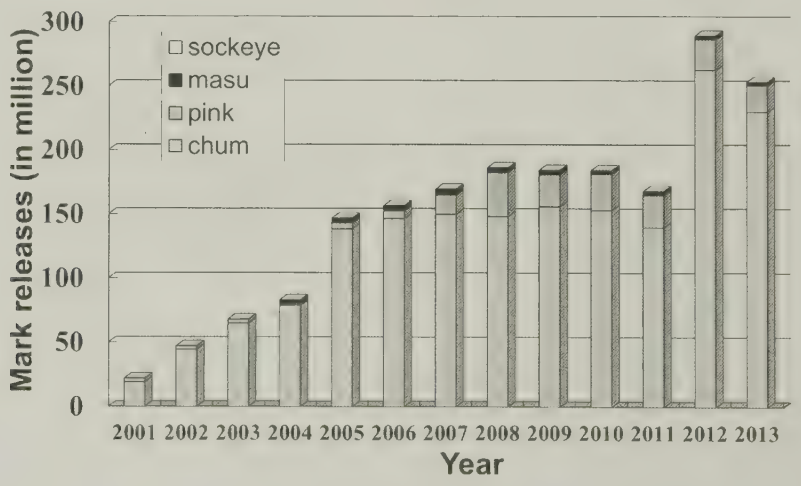


Fig. 2. Annual otolith mark releases of juvenile chum, pink, masu and sockeye salmon from Japanese hatcheries in 2001-2013.

万尾のサケ稚魚が耳石標識を施して放流されている（Tomida *et al.*, 2013）。米国，カナダやロシアのふ化場でも耳石標識が導入され，2013年には北太平洋全体で約26億尾（そのうちサケは13億尾）の耳石標識魚が放流された。2013年におけるサケ属魚類の総放流数は約50億尾（サケは約31億尾）なので，ふ化場からの放流魚の52%（サケは42%）に耳石標識が付けられていることになる。耳石標識のパターン調整やデータ管理は，北太平洋溯河性魚類委員会（NPAFC）のサーモン標識作業グループが行っており（浦和, 2001），各国のふ化場から放流された耳石標識魚の標識パターンや画像などをインターネット（http://npafc.taglab.org/）で検索・閲覧できる。

離岸した幼魚の分布

3月より5月にかけて日本のふ化場より放流されたサケ稚魚は，沿岸で数カ月間生活した後初夏までに離岸する（Mayama and Ishida, 2003）。しかし，その後の幼魚の回遊経路については長い間謎であった。一方，オホーツク海には夏から秋にかけてサケ属魚類の幼魚が多数分布することが以前より知られていた。遠洋水産研究所はこれに着目し，日本系サケ幼魚もオホーツク海に回遊するとの仮説を立てて分布調査を開始した。その結果，オホーツク海には8月から11月にかけてサケ幼魚が大量に分布し，水温が低下する11月中旬頃より太平洋側へ移動を開始することがわかった（Ueno, 1998）。

これらの幼魚の遺伝的系群識別を行ったところ，1993年10月にオホーツク海南部でトロール網により漁獲されたサケ幼魚（平均体長233 mm）は79%が日本系と推定された（Fig. 3, Urawa *et al.*, 2001）。日本系サケ幼魚の割合は11月中旬にオホーツク海南部で漁獲されたサケ幼魚（平均体長221 mm）で56%に減少したが，11月下旬に千島列島沿いの太平洋側で漁獲されたサケ幼魚（平均体長226 mm）では79%であった。

以上の結果から，オホーツク海には日本系サケが大量に分布することがわかった。夏から秋にかけて北海道東部から千島列島にかけての太平洋側でも幼魚の分布調査がかなり行われたが，11月以前にサケ幼魚は捕獲されていない（Ueno, 1998）。北海道のオホーツク海沿岸や日本海沿岸起源の日本系サケ幼魚がオホーツク海に移動することは比較的容易に想像されるが，太平洋沿岸のサケ幼魚もオホーツク海へ回遊するのだろうか。その疑問は，その後の耳石標識調査により解明された。太平洋沿岸のふ化場（静内さけます事業所）より放流された耳石標識魚を含む北海道産耳石標識魚が2002年秋にオホーツク海で14尾再捕された（Fig. 4;

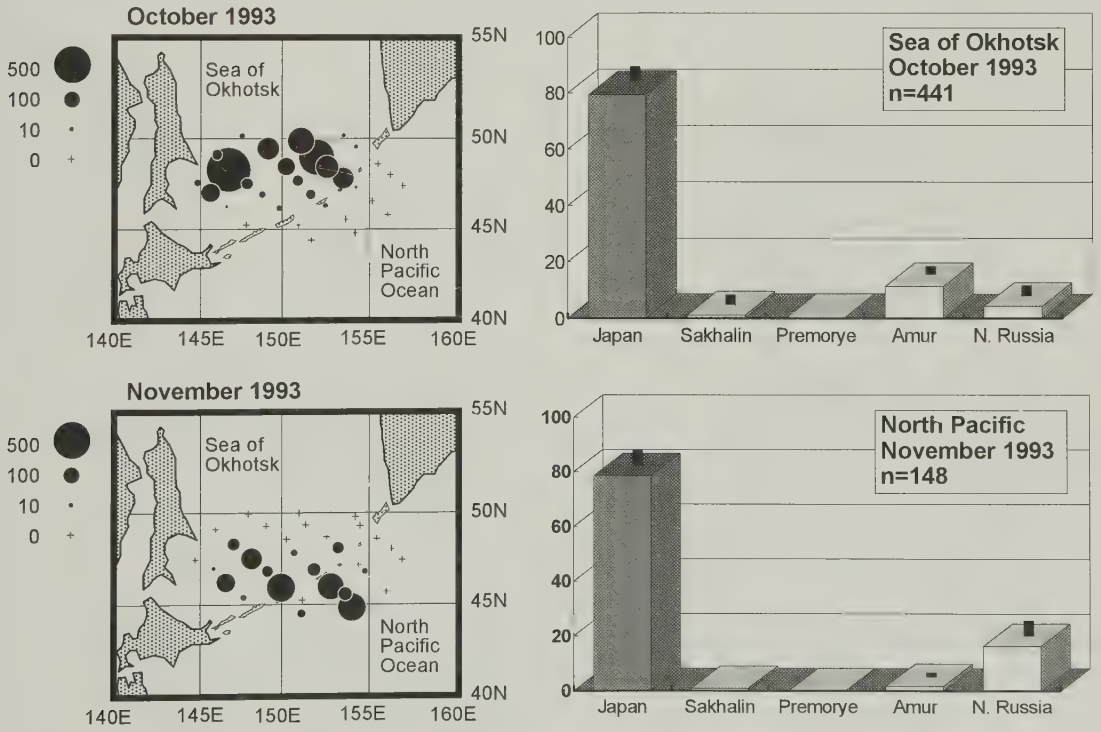


Fig. 3. CPUE distribution of juvenile chum salmon in the Okhotsk Sea during October and November 1993 (Ogura, 1995), and stock composition of juvenile chum salmon estimated by allozyme analysis (Urawa *et al.*, 2001). CPUE = number of catches per 1-h trawl.

Urawa *et al.*, 2004)。さらに，2012年10月から11月初旬にかけてロシアの研究者がオホーツク海で行った調査船調査では，耳石標識されたサケ幼魚211尾が採集され，そのうち169尾（79%）は北海道と本州のふ化場起源であった（Chistyakova and Bugaev, 2013）。地域個体群別の再捕数は，北海道のオホーツク個体群44尾，根室個体群26尾，えりも以東個体群16尾，えりも以西個体群36尾，日本海個体群16尾，本州の太平洋個体群８尾，日本海個体群21尾であり，北日本のすべての地域個体群がオホーツク海へ移動することが確認された（地域個体群については佐藤・浦和（2015）を参照）。オホーツク海における耳石標識魚の再捕割合（再捕尾数／耳石標識魚放流数）は，地域個体群により大きく異なる（Fig. 5）。これは，地域的な生息環境の影響を反映した結果と推測される。再捕された耳石標識魚の体サイズは，サハリンおよび本州太平洋個体群を除き，オホーツク海よりも遠い地域のふ化場より放流されたサケほど大型となる傾向にあった（Fig. 5）。これは各地域個体群における降海時期と成長速度の違いを反映すると共に，オホーツク海に到達するには，遠方より回遊する魚ほど大型で遊泳力が強い方が有利となるためかもしれない。

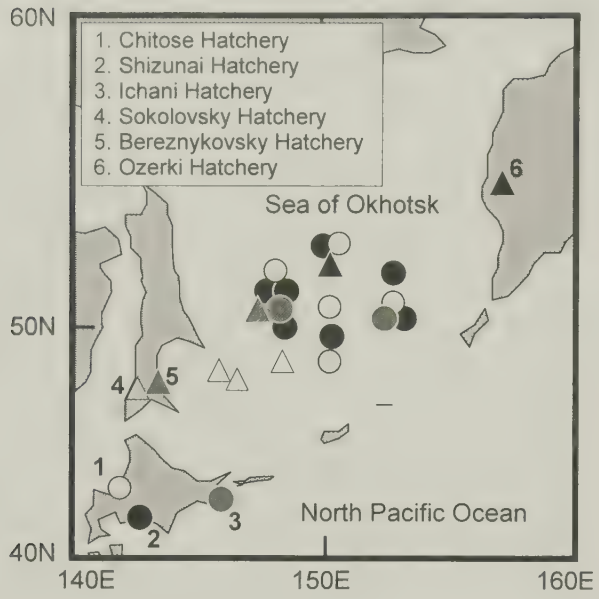


Fig. 4. Otolith-marked juvenile chum salmon found in the Okhotsk Sea during September and October 2002.

オホーツク海は，比較的閉鎖された海域であり，生産力が高くて餌となる大型動物プランクトンも豊富で，競合種も少なく，幼魚の生息場所として適していると考えられる。海流や水温などの影響を受けてオホーツク海にたどり着けなかったサケ幼魚は，生残率

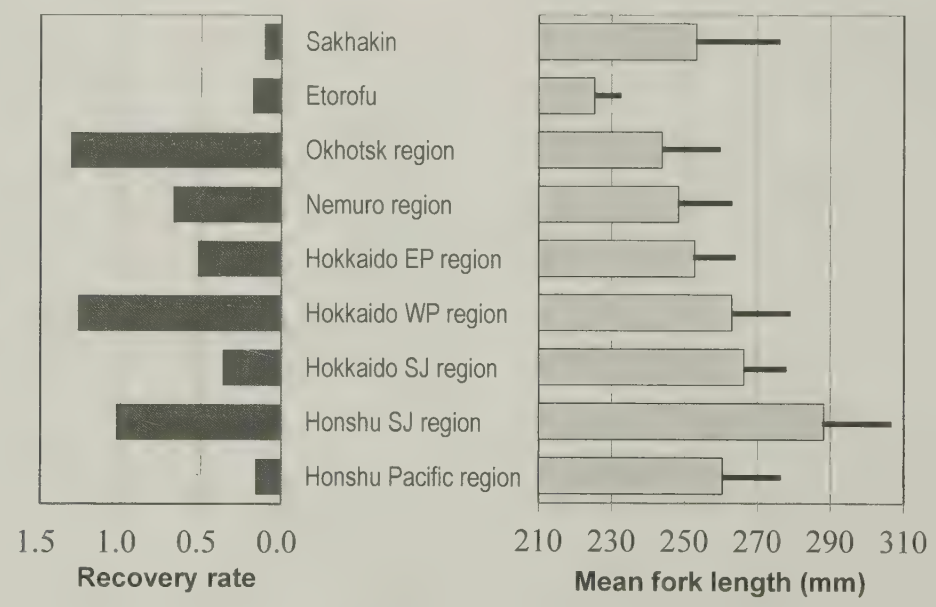


Fig. 5. Region-specific recovery rate and mean fork length of otolith marked juvenile chum salmon (brood year 2011) caught in the Okhotsk Sea in the fall of 2012. Recovery rate = (number of catches of region-specific otolith marked fish in the Okhotsk Sea/number of otolith marked fish releases in a region)*10^6. Catch data in the Okhotsk Sea was cited from Chistyakov and Bugaev (2013). Data of otolith marked fish releases was cited from Okamoto *et al.* (2012) and Akinicheva *et al.* (2012). EP, East Pacific; WP, West Pacific; SJ, Sea of Japan. Bars indicate SD.

が極めて低くなると推測される。なお，アジア系サケ幼魚は，オホーツク海以外にベーリング海のカムチャツカ半島東部陸棚海域に生息することが知られているが，この海域で日本系サケ幼魚が採集された記録はない。

サケ稚魚が降海してからオホーツク海に至るまでの数ヶ月間は，海洋生活を通して死亡率が最も高く，その年変動や地域差も大きいと思われる。今後は，サケ幼稚魚が沿岸からオホーツク海に至るまでの回遊経路，時期と生残条件を地域別に調べる必要がある。また，オホーツク海に移動した幼魚をトロール網で漁獲するモニタリング調査を行い，遺伝分析や耳石温度標識を利用して地域個体群毎に資源量を推定し，海洋生活初期の生残率を特定して資源変動との関係を明らかにする必要がある。

海洋での越冬場所

サケ属魚類はどこでどの様に冬を過ごすのだろうか？沖合域の厳しい気候に阻まれて答えを得るのは困難であった。しかし，水産庁の大型調査船「開洋丸」が1991年７月に竣工して厳冬期の航海調査が可能となり，北太平洋を中心とした海域で1993年12月，1996年１月，1998年２月および2006年２－３月の４回にわたりトロール網によるサケ属魚類の分布調査が行われた。その結果，冬期にサケはベーリング海には出現せず，北太平洋の限られた水域に分布することが判った。太平洋の西部海域には若齢魚（海洋年齢１年）が北緯42－45°の狭い範囲に高密に分布するのに対し，中部海域からアラスカ湾にかけては海洋年齢２年以上の未成魚が卓越していた（Fig. 6）。

遺伝的系群識別の結果，北太平洋の西部海域で越冬するサケ若齢魚（平均尾叉長230 mm）の34－47%が日本系と推定された（Fig. 6; Urawa and Ueno, 1997, 1999; Urawa *et al.*, 1997, 1998）。ロシア系サケ幼魚の割合は43－59%と高いが，これはオホーツク海北部およびカムチャツカ半島東岸沖合に分布していたロシア系サケ幼魚が南下して加わったためと考えられる。一方，北太平洋中部（179°W－180°）に分布するサケ未成魚（海洋年齢２－３年）は大部分（89%）がロシア系なのに対し，アラスカ湾中部（144－148°W）に分布するサケ未成魚（海洋年齢２－４年）の系群組成は日本系19%，ロシア系10%，アラスカ系35%，カナダ系19%，ワシントン系17%と推定され，アラスカ湾ではアジアと北米の様々な地域個体群に由来するサケが混合して越冬していることがわかった（Urawa *et al.*, 1997）。なお，アラスカ湾中部では，北米系サケが北方，アジア系サケが南方に多く分布する傾向にあった（Beacham *et al.*, 2009b）。

冬期のサケ属魚類はあまり活発に摂餌せず，比較的

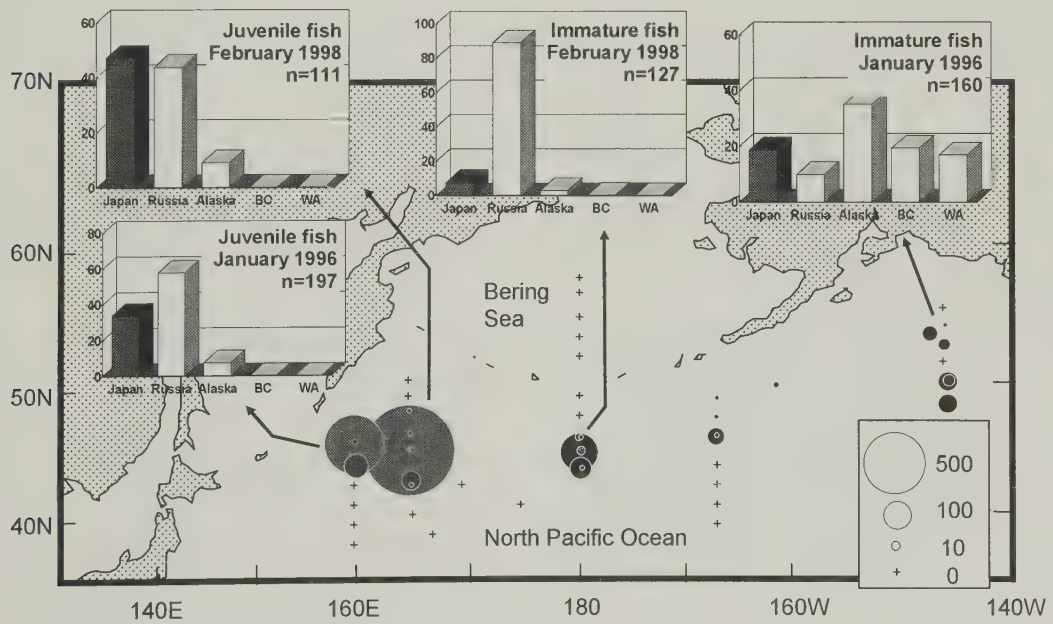


Fig. 6. CPUE distribution of young (ocean age 1, gray circles) and older (ocean age 2-4, black circles) chum salmon in the North Pacific Ocean during the winter of 1996 and 1998, and their stock composition estimated by allozyme analysis (Urawa *et al.*, 2001). CPUE = number of catches per 1-h trawl. BC, British Columbia; WA, Washington.

低水温帯（4－8℃）に分布することにより代謝を抑制していると推定されている。特に，北太平洋西部のサケ若齢魚が越冬する海域は表面水温が4－5℃であり，南の亜寒帯境界と北の移行領域北限により若齢魚の分布域が極端に狭められている。それに対し，アラスカ湾では越冬に適した水温帯が広がり，様々な地域から魚が集まって格好の越冬場所となっていると推定される。しかし，11月までオホーツク海で生活したサケ幼魚にとって，アラスカ湾への移動は時期的に不可能である。越冬したサケ若齢魚の筋肉中脂質含量は致死限界近くまで低下しており，深刻な生存状況におかれていると想像される（Nomura *et al.*, 2000）。

今後の課題として，冬期における日本系サケ（特に若齢魚）の更に詳細な分布状況や栄養状況を調べ，越冬期の生残機構と資源変動との関係を調べる必要がある。また，温暖化によりサケの越冬場所がどのようにシフトするか予測することも興味深い。

夏期の未成魚と成魚の分布

夏期におけるサケの分布密度（CPUE）は北太平洋西部と中部で低く，ベーリング海では極めて高い。アラスカ湾ではサケの分布密度が比較的高いが，遺伝的系群識別によると7月にアラスカ湾中部（145°W）では北米起源のサケが卓越していて日本系は出現せず，6月にアラスカ湾西部海域（165°W）に日本系が若干みられるだけである（Urawa *et al.*, 2000）。北太平洋の西部（165°E）と中部海域（180°）で夏期に漁獲されたサケは大部分がロシア起源で，日本系サケの占める割合は3－18%と低く，その分布密度も低い。

対照的に，ベーリング海では日本系サケの分布密度は他の海域よりもはるかに高まっていることが遺伝的系群識別により示された（Fig. 7; Urawa *et al.*, 2005, 2009）。日本系の耳石標識サケも大部分がベーリング海で再捕されているのに対し，北米系耳石標識魚は北太平洋東部（アラスカ湾）に多い（Fig. 8; Urawa *et al.*, 2009）。さらに2006年から2013年にかけての夏にベーリング海で日本の調査船が行ったモニタリング調査で，日本系耳石標識サケが360個体採集されたが，これらは北緯55度以北に比較的多く分布し，地域個体群間に明確な分布差はみられなかった（北海道区水産研究所沖合調査チーム，未発表データ）。一方，9月から10月にかけて千島列島沖合（42－50°N, 145-160°E）を産卵回帰のため南下するサケ成魚では，日本系が78%と推定されている（Winans *et al.*, 1998）。

以上のことから，夏期になると日本系サケの多くは成魚と未成魚が共にベーリング海に北上すると判断される。そして，産卵条件が整った成魚は7月頃より順次母川へ向けて移動を開始し，成熟できなかった未成魚は水温が5－6℃に低下する11月頃までベーリング海に滞在して引き続き摂餌を行い，その後北太平洋東部のアラスカ湾へ越冬のため南下すると推定される（Fig. 9; Urawa *et al.*, 2009）。

日本系サケは1990年代に資源量の増大に伴って回帰親魚の小型化と高齢化が起きたが，鱗相解析によると海洋生活2年目以後に成長が著しく低下した個体が多く観察されている（Kaeriyama, 1998）。日本系サケにとって，海洋生活2年目以後の成長期にはベーリング

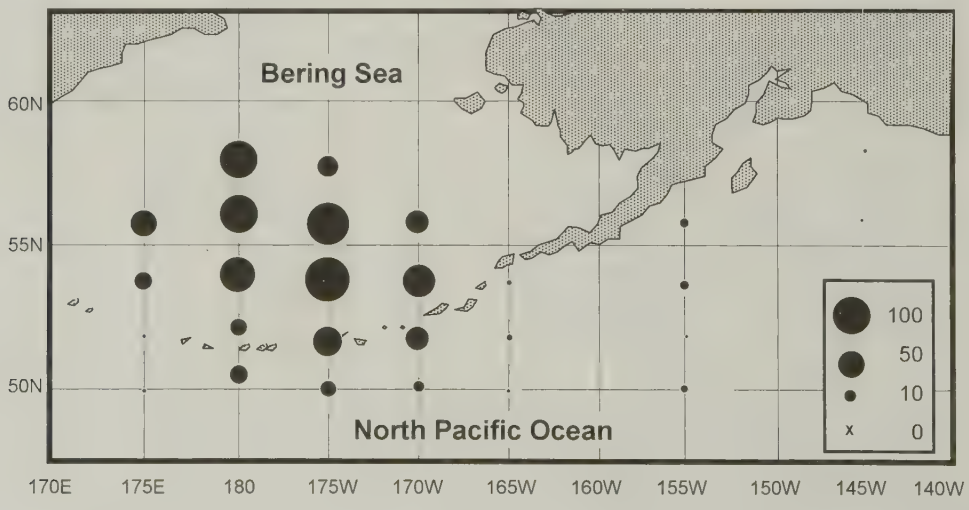


Fig. 7. CPUE distribution of immature Japanese chum salmon in the Bering Sea and North Pacific Ocean during August and September 2003, estimated by allozyme analysis. CPUE = number of catches per 1-h trawls (Urawa *et al.*, 2009).

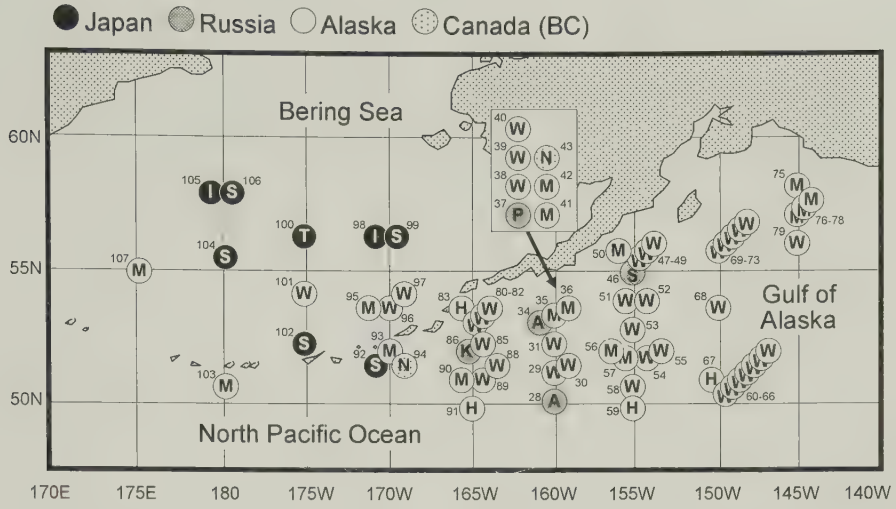


Fig. 8. Distribution of otolith-marked immature chum salmon in the Bering Sea, North Pacific Ocean and Gulf of Alaska in August and September 2003 (Urawa *et al.*, 2009). Japanese hatcheries: I, Ichani; S, Shizunai; T,Tokushibetsu; Russian hatcheries: A, Armansky; K, Ketkinsky; P, Paratunsky; S, Sokolovsky; Alaskan hatcheries: H, Hidden Falls; M, Macaulay/Gastineau; W, Wally Noerenberg; Canadian hatchery: N, Nitinat. Numerals indicate sample number listed in Appendix 1 of Urawa *et al.*, 2009.

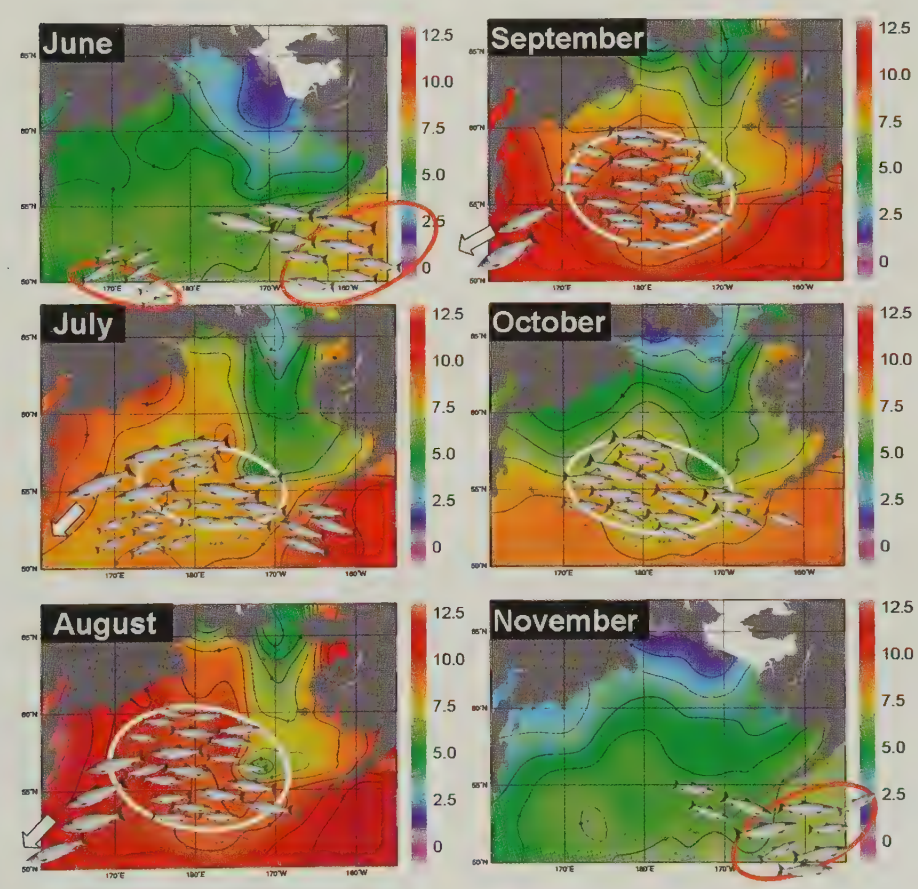


Fig. 9. Estimated migration pattern of Japanese chum salmon in the Bering Sea and North Pacific Ocean with the10-year average of sea surface temperatures (℃; (http://www.emc.ncep.noaa.gov/research/cmb/sst_analysis/). Orange and white circles indicate the estimated major ocean distributions of Japanese chum salmon during winter and summer/fall, respectively (Urawa *et al.*, 2009).

海が主要な摂餌海域になると考えられる。従って，資源変動と小型・高齢化機構を解明するにはベーリング海における研究が必須である。この海域において，サケ属魚類の分布，資源量，系群組成，摂餌，成長と栄養状況，餌生物や生息環境などに関する長期的モニタリングを実施し，日本系サケと他国のサケ属魚類との相互関係や環境収容力を明らかにして，資源変動予測や適正な放流量の推定に役立てる必要がある。

日本系サケの回遊経路

サケの海洋における分布密度と遺伝的系群識別結果および海面水温の季節変化などに基づき，日本系サケの回遊モデルが提唱された（Fig. 10; 浦和, 2000）。この回遊モデルによると，日本系サケは春から初夏にかけて沿岸を離脱して，オホーツク海に入り，そこで晩秋まで生活する。水温の低下に伴い11月には北太平洋へ移動を開始し，西部海域で最初の越冬を行う。越冬期間中に幼魚（若齢魚）は海流などの影響により少しずつ東側へ移動し，その後夏までにベーリング海へ北上する。水温変化を考慮すると，この移動時期はベーリング海の水温が上昇する 6 － 7 月と推定される（Fig. 9）。若齢魚（海洋年齢１年）はベーリング海で未成魚や成魚と合流する。水温が急激に低下する11月になると，海洋年齢１年魚を含む未成魚は南下して北太平洋東部のアラスカ湾で越冬する。未成魚はベーリング海とアラスカ湾の間を季節による南北移動を繰り返し，成熟した魚は７月頃より順次ベーリング海を離脱し，９－12月に日本沿岸の母川に産卵のため回帰する。

2000年に仮説として提唱されたこの回遊モデルは，その後の沖合調査と採集されたサケ標本の遺伝的系群識別や耳石標識分析などによって支持されている。日本系サケが降海後に大回遊して母川に回帰するまでの総遊泳距離は数万キロメートルに及ぶ。このように海洋を大回遊する溯河性魚類は希であるが，その理由の一つはサケの最適な越冬場所がアラスカ湾に限定されているためかもしれない。温暖化など今後の気候変動により，越冬場所を含めた日本系サケの海洋分布と回遊経路がどのような影響を受けるか懸念される。

今後の研究課題

日本系サケの回遊モデルに従い，各海洋生活期における今後の研究課題をTable 1にまとめた。いずれの海洋生活期でも気候変動による影響，特に温暖化による生息環境の変化とサケの生残率の低下が懸念される。

最近，日本系サケの回帰数は地域差が顕著で（斎藤ら, 2015），その原因は初期生残の違いによると推定される。そのため，各地域の沿岸生活期およびオホーツク海に移動するサケ幼稚魚の初期生残機構に関する研究が重要である。ふ化場より様々な条件で放流した耳石標識サケ稚魚の沿岸における追跡調査に加え，オホーツク海まで到達した耳石標識魚の状態を把握するのが効果的である。本総説で紹介した通り，オホーツク海で採集された耳石標識魚のデータを使って，地域個体群や放流群別の初期生残や成長を推定できる。

最初の越冬期にも大きな減耗が起きると推定されているが，冬の北太平洋での調査船によるモニタリング調査は天候の関係で困難を極める。越冬期の死亡は小型魚ほど高まるとの仮説が提唱されている（Beamish

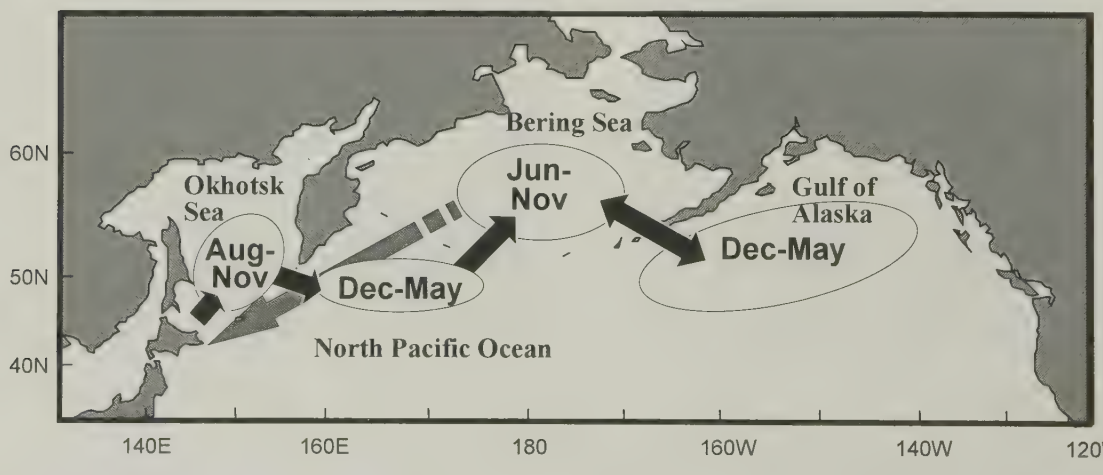


Fig. 10. Seasonal migration model of Japanese chum salmon in the North Pacific Ocean and adjacent waters (Urawa, 2000, 2004).

Table 1. Research topics in the ocean for sustainable management of chum salmon populations in Japan.

1. Juvenile chum salmon in coastal waters
・Stock-specific migration timing and route to the Okhotsk Sea
・Stock-specific growth and survival mechanism
・Effects of climate change on early fish mortality
2. Juvenile chum salmon in the Okhotsk Sea
・Stock-specific feeding and growth
・Stock-specific biomass for estimate of early mortality
・Inter-specific interaction with other salmon
・Effects of climate change on salmon production
3. Chum salmon in winter
・Winter distribution, production and health status
・Trophic linkages, growth and mortality at different stages
・Stock-specific biomass for estimate of winter mortality
・Effects of climate change on winter salmon distribution and survivals
4. Chum salmon in the Bering Sea
・Stock-specific biomass for long-term estimate of adult returns
・Linkage between salmon production and climate change
・Effects of intra- or inter-specific interaction on feeding, growth and maturation
5. Migration of chum salmon for reproduction
・Effects of climate change on migration and survival of maturing salmon
・Forecast models for estimating stock-specific returns
・Biological status of key salmon populations

and Mahnken, 2001)。従って，越冬前のオホーツク海におけるサケ幼魚の成長状態を把握すれば，越冬期の生残の程度を推定できるかもしれない。

1990年代に続き2012年にも日本に産卵回帰したサケ親魚で体サイズの小型化が起きたが，これはベーリング海における成長の低下が原因と考えられる。最近，日本系サケの来遊数は減少傾向にあるが，日本系と海洋分布の重複するロシア系サケは逆に増加傾向にある（永沢, 2015)。そのため，ベーリング海でサケの密度が高まり成長が低下した可能性がある。また，気候変動によってもベーリング海の生産力は変化する (Mantua *et al.*, 1997; Martinson *et al.*, 2009)。ベーリング海は日本系サケの摂餌と成長に重要な場であることから，この海域で夏期に行われている調査船によるモニタリング調査を継続することにより，サケ資源の変動予測と管理に貢献することが期待される。

以上のように，最も死亡が起きやすい降海後オホーツク海に至るまでの時期におけるサケの初期生残機構を地域別に解明すると共に，日本系サケの主要な摂餌海域であるオホーツク海（幼魚期）とベーリング海（未成魚と成魚期）で資源状態と生息環境に関する長期的なモニタリング調査を行うことが，サケ資源の持続的な維持と利用のため不可欠と思われる。

文　献

Akinicheva E., Volobuev V., and Fomin E., 2012: Marked salmon production by the hatcheries of Russia in 2012. NPAFC Doc. 1400, Rev. 1. 6 pp.

Beacham T. D., Sato S., Urawa S., Le K. D., and Wetklo M., 2008a: Population structure and stock identification of chum salmon *Oncorhynchus keta* from Japan determined by microsatellite DNA variation. *Fish. Sci.*, **74**, 983-994.

Beacham T. D., Spilsted B., Le K. D., and Wetklo M., 2008b: Population structure and stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from British Columbia determined with microsatellite DNA variation. *Can. J. Zool.*, **86**, 1002-1014.

Beacham T. D., Candy J. R., Le K. D., and Wetklo M., 2009a: Population structure of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) across the Pacific Rim, determined from microsatellite analysis. *Fish. Bull.*, **107**, 244-260.

Beacham T. D., Candy J. R., Sato S., Urawa S., Le K. D., and Wetklo M., 2009b: Stock origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the Gulf of Alaska during winter as estimated with microsatellites. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **5**, 15-23.

Beamish R. J., and Mahnken C., 2001: A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change. *Prog. Oceanogr.*, **49**, 423-437.

Chistyakova A. I., and Bugaev A. V., 2013: A portion of hatchery pink and chum salmon juveniles during migration period in the Okhotsk Sea in 2012. *Bull. Pacific Salmon Studies in the Russian Far East*, **8**, 150-171. (In Russian)

Kaeriyama M., 1998: Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, population released from Hokkaido, Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 90-112.

Kondzela C. M., Crane P. A., Urawa S., Varnavskaya N. V., Efremov V., Luan X., Templin W.B., Hayashizaki K., Wilmot R.L., and Seeb L.W., 2002: Development of a comprehensive allozyme baseline for Pacific Rim chum salmon. NPAFC Doc. 629. 23 pp.

Mantua N. J., Hare S. R., Zhang Y., Wallace J. M., and Francis R. C., 1997: A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bull. Am. Meteorol. Soc.*, **78**, 1069-1079.

Martinson E. C., Helle J. H., Scarnecchia D. L., and Stokes H. H., 2009: Alaska sockeye salmon scale patterns as indicators of climatic and oceanic shifts in the North Pacific Ocean, 1922-2000. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **5**, 177-182.

Mayama H., and Ishida Y., 2003: Japanese studies on the early ocean life of juvenile salmon. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **3**, 41-67.

Moriya S., Urawa S., Suzuki O., Urano A., and Abe S., 2005: DNA microarr ay for rapid detection of mitochondrial DNA haplotypes of chum salmon. *Mar. Biotechnol.*, **6**, 430-434.

永沢　亨, 2015：サケ資源の現状. 水産総合研究センター研究報告, 39, 3-7.

Nomura T., Urawa S., and Ueno Y., 2000: Variations in muscle lipid content of high-seas chum and pink salmon in winter. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **2**, 43-54.

小倉未基, 1995：1993年10・11月のオホーツク海南部水域及び千島列島沖合い太平洋におけるさけます類幼魚の分布. さけ・ます調査報告, **40**, 57-64.

Okamoto Y., Ohnuki T., Sato S., Watanabe N., Miyauchi Y., Arauchi T., Iida M., and Urawa. S., 2012: Releases of otolith marked salmon from Japan in fall of 2011 and spring of 2012. NPAFC Doc. 1418. 11 pp.

斎藤寿彦, 岡本康孝, 佐々木　系, 2015：日本系サケの生物学的特性. 水産総合研究センター研究報告, **39**, 85-120.

Sato S., Templin W. D., Seeb L. W., Seeb J. E., and Urawa S., 2014: Genetic structure and diversity of Japanese chum salmon populations inferred from single-nucleotide polymorphism markers. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **143**, 1231-1246.

佐藤俊平, 浦和茂彦, 2015：日本系サケの遺伝的個体群構造. 水産総合研究センター研究報告, **39**, 21-47.

Seeb L. W., Templin W. D., Sato S., Abe S., Warheit K., Park J. Y. and Seeb J. E., 2011: Single nucleotide polymorphisms across a species' range: implications for conservation studies of Pacific salmon. *Mol. Ecol. Resour.*, **11**, 195-217.

Tomida Y., Ohnuki T., Watanabe N., Miyauchi Y., Okada Y., Iida M., and Urawa S., 2013: Releases of otolith marked salmon from Japan between fall of 2012 and spring of 2013. NPAFC Doc 1484. 11 pp.

Ueno Y., 1998: Distribution, migration, and abundance estimation of Asian juvenile salmon. *Salmon Report Series*, **45**, 83-103.

浦和茂彦, 2000：日本系サケの回遊経路と今後の研究課題. さけ・ます資源管理センターニュース, **5**, 3-9.

浦和茂彦, 2001：さけ・ます類の耳石標識：技術と応用.

さけ・ます資源管理センターニュース, **7**, 3-11.

Urawa S., 2004: Stock identification studies of high seas salmon in Japan: a review and future plan. *NPAFC Tech. Rep.*, **5**, 9-10.

Urawa S., and Ueno Y., 1997: Genetic stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean in the winter of 1996. *Salmon Report Series*, **43**, 97-104.

Urawa S., and Ueno Y., 1999: The geographical origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) caught in the western and central North Pacific Ocean in the winter of 1998. *Salmon Report Series*, **48**, 52-58.

Urawa S., Ishida Y., Ueno Y., Takagi S., Winans G., and Davis N., 1997: Genetic stock identification of chum salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea during the winter and summer of 1996. NPAFC Doc. 259. 11 pp.

Urawa S., Ueno Y., Ishida Y., Takagi S., Winans G., and Davis N., 1998: Genetic stock identification of young chum salmon in the North Pacific Ocean and adjacent seas. NPAFC Doc. 336. 9 pp.

Urawa S., Kawana M., Anma G., Kamei Y., Shoji T., Fukuwaka M., Munk K., Myers K.W., and Farley E.V., 2000: Geographical origin of high-seas chum salmon determined by genetic and thermal otolith markers. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **2**, 283-290.

Urawa S., Ueno Y., Ishida Y., Seeb L. W., Crane P. A., Abe S., and Davis N. D., 2001: A migration model of Japanese chum salmon during early ocean life. *NPAFC Tech. Rep.*, **2**, 1-2.

Urawa S., Seki J., Kawana M., Saito T., Crane P. A., Seeb L., Gorbatenko K., and Fukuwaka M., 2004: Juvenile chum salmon in the Okhotsk Sea: their origins estimated by genetic and otolith marks. *NPAFC Tech. Rep.*, **5**, 87-88.

Urawa S., Kawana M., Azumaya T., Crane P. A., and Seeb L. W., 2005: Stock-specific ocean distribution of immature chum salmon in the summer and early fall of 2003: estimates by allozyme analysis. NPAFC Doc. 896. 14 pp.

Urawa S., Sato S., Crane P. A., Agler B., Josephson R., and Azumaya T., 2009: Stock-specific ocean distribution and migration of chum salmon in the Bering Sea and North Pacific Ocean. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **5**, 131-146.

Winans G. A., Paebersold P. B., Ishida Y., and Urawa S., 1998: Genetic stock identification of chum salmon in highseas test fisheries in the western North Pacific Ocean and Bering Sea. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 220-226.

水研センター研報，第39号，21－47，平成27年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 39, 21-47, 2015

特 集　日本系サケ地域個体群の増殖と生物特性　3

日本系サケの遺伝的個体群構造

佐藤　俊平*・浦和　茂彦*

Genetic structure of chum salmon populations in Japan

Shunpei SATO, and Shigehiko URAWA*

Abstract: We examined the genetic structure of Japanese chum salmon populations using 20 allozyme markers. A total of 2,447 individuals from 35 populations of Hokkaido and northern Honshu was used to estimate mean allelic richness, observed (H_O) and expected (H_E) heterozygosities, a neighbor-joining (N-J) phylogeny, average pairwise F_{ST} values, and to conduct analysis of molecular variance (AMOVA). Some of these parameters were compared with the average number of alleles (A), mean effective number of alleles (Ae), and H_E calculated based on allelic frequency data from microsatellite DNA marker analysis of Japanese chum salmon. In our allozyme study, H_O and H_E values of chum salmon populations in Honshu (H_O, 0.200; H_E, 0.199) were larger than those of Hokkaido (H_O, 0.186; H_E, 0.190). In contrast, the A, Ae, and H_E values calculated with the reported microsatellite data were larger in the populations of Hokkaido (A, 27.5; Ae, 15.7; H_E, 0.917) than those of Honshu (A, 24.2; Ae, 14.2; H_E, 0.908). Both the N-J tree and AMOVA analysis with the allozyme data suggested seven regional groups, five in Hokkaido and two in Honshu. Furthermore, F_{ST} estimates demonstrated genetic differentiation between Hokkaido and Honshu regions (0.014-0.034). Similar genetic population structure was suggested by the N-J tree and F_{ST} estimates with the microsatellite data. The historical genetic characteristics or the remnants of past population structure in Japanese chum salmon remain intact, despite the hatchery program operating more than 120 years.

Key words: chum salmon, genetic structure, genetic differentiation, allozyme, previous microsatellite data

日本系サケ *Oncorhynchus keta* の遡上・産卵は毎年8月－9月頃から始まり，11－12月，時には1月頃まで続くとされる（佐野，1966）。冬から初春にかけてふ化・浮上した後，淡水で越冬することなく全ての個体が河川を降り，おおむね2－7年（中心は3－5年）の間，夏から秋にかけてはベーリング海で索餌回遊を，冬は北西北太平洋（海洋生活1年目）もしくはアラスカ湾（海洋生活2年目以降）で越冬を繰り返しながら成長する。そして成熟すると自分が生まれた川に回帰し産卵する遡河回遊型の生活史を持つことで知られている（詳しくは浦和，2000，2015を参照）。サケを含む太平洋サケ属は高い母川回帰能力を持つことから，それぞれの母川あるいは地域環境に適応した特性を持ち，遺伝的に異なる個体群が成立していると推測される（Quinn, 1993; Eliason *et al.*, 2011）。また，個体群内でも個体間で高い遺伝的変異性が見られることから，サケは個体群間の遺伝的分化と個体群内の遺伝的変異性の二つにより種内の遺伝的多様性を高度に維持していると考えられる。

一方，サケは日本，とりわけ北日本における重要な

2014年11月14日受理（Received on November 14, 2014）
* 独立行政法人水産総合研究センター北海道区水産研究所　〒062-0922 札幌市豊平区中の島2条2丁目（Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan）

水産対象種である。北太平洋遡河性魚類委員会(North Pacific Anadromous Fish Commission, NPAFC) 加盟5カ国（カナダ・韓国・日本・ロシア・米国）で2010年に商業漁獲されたサケの総漁獲尾数は91,031千尾であるが，このうち日本における商業漁獲尾数は15,183千尾であり，全体の49.6%が日本で漁獲されたサケで占められている（NPAFC Statistical Yearbook, http://www.npafc.org)。日本のサケ資源の多くは，基本的にふ化放流をベースとする増殖事業により造成されてきた。1888年の千歳中央孵化場の開場以来，過去100年以上にわたりふ化放流事業が実施されてきたが，特に1970年代から始まった放流数の増加に合わせるように，日本におけるサケの来遊数は右肩上がりに急伸した。例えば，1970年は放流数が約5億尾，来遊数が約600万尾であったが，10年後の1980年には放流数が約18億尾，来遊数は約2,000万尾と飛躍的に増加している（佐藤，2011)。これ以降，1990年代半ばまで放流数は一定にもかかわらず来遊数が増加を続けるという現象が見られるが，少なくとも1970年代から1980年代のサケの来遊数増加には，ふ化放流技術の向上と放流数の増加が大きく貢献していると考えられている(Kobayashi, 1980; Mayama and Ishida, 2003)。

ふ化放流事業にともなう種苗放流が日本系サケの資源造成に一定の効果を示す一方で，大量の種苗を自然界に放流することで生態系に対し負の影響があることを指摘する声が以前より存在する（例えばHilborn, 1992)。特に遺伝的多様性や野生個体群への遺伝的影響が強く懸念されており，さけます類においてもふ化場魚が野生魚の個体群に遺伝的な悪影響を及ぼしているのではないかという議論は長く続いている（Kitada and Kishino, 2004)。また近年では，ふ化場魚と野生魚の競合がそれらの遺伝的特性・生態的特性および行動特性に影響する可能性が，サケ科魚類に関するいくつかの研究において示唆されている（Grant, 2012を参照)。現在，日本から放流されるサケ稚魚は毎年約18億尾で，北太平洋全体におけるサケ放流総数（約31億尾）の約58%を占めている（NPAFC Statistical Yearbook)。毎年大量のふ化場由来のサケ稚魚を北太平洋の生態系に放出している以上，日本は生態系への影響に対して責任ある対応をしなければならない。この様な中，日本では2012年9月に「生物多様性国家戦略2012－2020」が閣議決定された。この中でさけます増殖事業は「北太平洋の生態系と調和を図り，生物として持つ種の特性と多様性を維持することに配慮して実施する」とともに「天然魚との共存可能な人工種苗放流技術の開発の高度化を図り，河川及びその周辺の生態系にも配慮した，さけます増殖事業を推進する」と明記されている。つまり，生態系を保全し，さけます類の遺伝的多様性を維持するようなふ化放流事業（増殖）を実行することが求められている。

生物多様性国家戦略で求められているふ化放流事業を展開するためには，現在の日本系サケの遺伝的個体群構造の状況を正確に把握する必要がある。海外におけるサケの遺伝的個体群構造に関する研究は，アロザイム（Phelps *et al.*, 1994; Winans *et al.*, 1994; Wilmot *et al.*, 1998; Seeb and Crane, 1999）やミトコンドリアDNA（Cronin *et al.*, 1993; Park *et al.*, 1993; Brykov *et al.*, 2000; Sato *et al.*, 2004; Yoon *et al.*, 2008)，ミニサテライト（Taylor *et al.*, 1994)，マイクロサテライト（Beacham *et al.*, 2008b; Beacham *et al.*, 2009)，一塩基多型（Single nucleotide polymorphism, SNP)（Seeb *et al.*, 2011）といった様々な遺伝マーカーを用いて以前より取り組まれてきた。一方，日本系サケ個体群に注目して研究が行われた事例は，1980年代にアロザイム分析（Kijima and Fujio, 1982; Okazaki, 1982, 1983）が行われて以降，ミトコンドリアDNA（Sato *et al.*, 2001）やマイクロサテライト（Beacham *et al.*, 2008a）による分析結果が出ているだけであり，国外と比較し情報が少ない。そこで本研究では，これまで北海道区水産研究所（当時，水産庁北海道さけ・ますふ化場および独立行政法人さけ・ます資源管理センター）がアロザイム20遺伝子座を用いて分析してきた日本系サケ個体群の遺伝データを元に，その遺伝的個体群構造について解析した。またBeacham *et al.*（2008a）がマイクロサテライト14遺伝子座を用いて日本系サケについて分析した結果の一つである遺伝子頻度データを利用し，いくつかの集団遺伝学的解析を行った。さらに，Beacham *et al.*（2008a）の既出データ（系統樹およびPairwise F_{ST}）の結果を引用し，今回のアロザイム分析の結果と比較することで，日本系サケの地域個体群を明らかにすることを目的とした。

試料と方法

アロザイム分析

分析個体群および標本処理　今回の分析に用いた日本系サケ個体群をFig. 1 およびTable 1に示す。アロザイム分析には25河川35個体群（北海道17河川25個体群，本州8河川10個体群）から採集したサケ2,447個体を用いた。採集したサケはいずれも母川に回帰した親魚であった。

各河川に遡上したサケ親魚より肝臓，心臓および筋肉を採集し，－80℃で冷凍保存した。それぞれの組織標本はAbersold *et al.*（1987）に従い処理し，ス

ターチゲルを用いた電気泳動により遺伝子座の分離と遺伝子型の決定を行った。各遺伝子座および対立遺伝子の名称はShaklee *et al.* (1990) に従った。分析した遺伝子座は *sAAT-3**, *sAH**, *mAH-3**, *ALAT**, *ESTD**, *FH**, *bGALA**, *GAPDH-2**, *G3PDH-2**, *bHEX**, *IDDH-2**, *mIDHP-1**, *LDH-A1**, *sMDH-A1**, *mMEP-2**, *sMEP-1**, *MPI**, *PEP-LT**, *PEPB-1**, *PGDH**の20種類である。

統計処理 アロザイム分析に用いた各個体群のアレリックリッチネス (AR) をFSTAT version 2.9.3.2 (Goudet, 1995) を用いて, ヘテロ接合率の観察値 (H_O) および期待値 (H_E) をGenepop version4.0 (Rousset, 2008) を用いてそれぞれ計算した。また, AR, H_O およびH_Eの統計的有意性についてもFSTAT version 2.9.3.2 を用いて算出した。各個体群におけるHardy-Weinberg平衡 (HWE) の適合検定をMarkov-chain法によるFisher's testを用いて行った。またアロザイム分析に用いた各遺伝子座あたりのAR, 平均H_OおよびH_EをそれぞれFSTAT version2.9.3.2 で計算し, HWEの適合検定を Genepop version 4.0を用いて実施した。各個体群および各遺伝子座のHWEの検定時に求めた確率には, Bonferroni補正 (Rice, 1989) をほどこした。

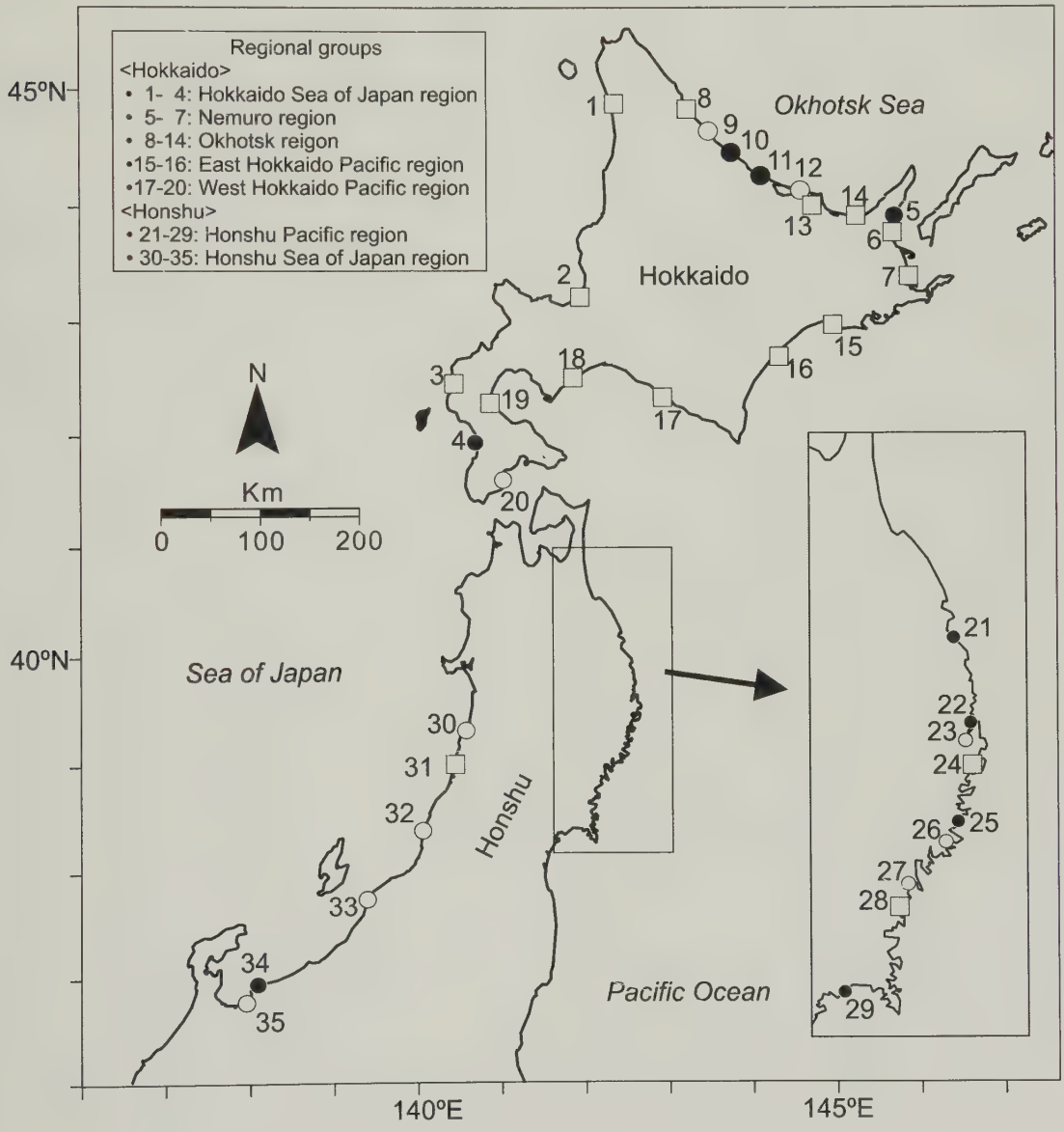


Fig. 1. Map of sampling locations for chum salmon populations examined using allozyme and microsatellite markers (open rectangles), only allozyme markers (closed circles), and only microsatellite markers (open circles) in Japan. Numbers of the sampling locations correspond to those named in Table 1.

Table 1. Sampling location, reporting region, date of collection, and numbers of Japanese chum salmon samples (*n*) used for allozyme and microsatellite genotyping. Sampling location of microsatellite are referred from Beacham *et al.* (2008a).

Sampling location	Allozyme		Microsatellite	
	Date of collection	*n*	Date of collection	*n*
Hokkaido Island				
Hokkaido Sea of Japan region				
1. Teshio River	Oct. 17, 2005	40	1991	20
			Oct. 7, 2003	80
2. Chitose River	Sep. 17, 1997	80	1990	70
	Oct. 17, 1997	40	1991	50
	Nov. 10, 1997	80	Oct. 7 & Dec. 5, 2003	160
3. Toshibetsu River	Sep. 27, 1990	80	Sep. 27, 1990	60
4. Assabu River	Sep. 28, 1990	79		
Nemuro region				
5. Ichani River	Oct. 6, 2005	40		
6. Shibetsu River	Oct. 10, 2003	80	Oct. 9, 1988	10
			1991	20
			Oct. 10, 2003	80
7. Nishibetsu River	Sep. 25, 1997	80	Oct. 22, 1997	80
	Nov. 17, 1997	80		
Okhotsk region				
8. Tokushibetsu River	Sep. 23, 1997	80	Oct. 27, 1997	80
	Nov. 14, 1997	40	October, 2004	80
9. Horonai River			Oct. 22, 1992	50
10. Shokotsu River	Sep. 22, 1992	80		
11. Yubetsu River	November, 1992	80		
12. Tokoro River			Nov. 11, 1988	9
			Oct. 2, 2005	110
13. Abashiri River	Oct. 19, 1998	80	Oct. 21, 1992	50
			Oct. 19, 1998	80
14. Shari River	Oct. 11, 2001	38	Oct. 11, 2001	80
	Oct. 31, 2001	40		

Table 1. Continued.

Sampling location	Allozyme		Microsatellite	
	Date of collection	*n*	Date of collection	*n*
East Hokkaido Pacific region				
15. Kushiro River	Oct. 22, 1998	80	Oct. 22, 1998	80
16. Tokachi River	Sep. 26, 1997	80	Oct. 16, 1991	50
	Nov. 20, 1997	80	Oct. 22, 2002	80
West Hokkaido Pacific region				
17. Shizunai River	October, 1991	80	Oct. 17, 2002	80
18. Shikyu River	October, 1991	80	Nov. 25, 1998	80
19. Yurappu River	Sep. 24, 1997	80	Sep. 24, 1997	80
	Oct. 15, 1997	80	Nov. 17, 1997	80
	Nov. 17, 1997	80		
20. Shiriuchi River			Sep. 29, 1990	80
			Nov. 4, 1998	80
Honshu Island				
Honshu Pacific region				
21. Akka River	Oct. 25, 1995	80		
22. Hei River	Oct. 25, 1996	45		
23. Tsugaruishi River			Dec. 8, 1999	80
24. Orikasa River	Oct. 24, 1996	80	Oct. 24, 1996	80
25. Katagishi River	Nov. 22, 1995	79		
26. Sakari River			Nov. 19, 1997	80
27. Oh River			Dec. 6, 1989	19
28. Koizumi River	Nov. 21, 1996	80	Nov. 21, 1996	80
29. Naruse River	November, 1995	80		
Honshu Sea of Japan region				
30. Kawabukuro River			Nov. 13, 1990	70
			Nov. 18, 1997	50
31. Gakko River	Oct. 21, 1997	40	Oct. 25 & Dec. 16, 2003	160
	Dec. 3, 1997	46		
	Dec. 7, 2000	80		

Table 1. Continued.

Sampling location	Allozyme		Microsatellite	
	Date of collection	*n*	Date of collection	*n*
32. Miomote River			Nov. 6, 1989	76
			1991	19
33. Uono River			Oct. 23-24, 1996	80
34. Kurobe River	Oct. 31, 1996	80		
35. Hayatsuki River			Nov. 10, 1990	76

さらに各個体群におけるアロザイム20遺伝子座の遺伝子頻度についてもGenepop version 4.0を用いて計算した。

個体群間の遺伝構造を明らかにするため，Populations 1.2.30（Langella, 1999）を用いてCavalli-Sforza and Edwads'の遺伝距離（Cavalli-Sforza and Edwards, 1967）を求め，NJPLOT（Perriere and Gouy, 1996）を使用して近隣結合法（Saitou and Nei, 1987）による系統樹作成を行った。作成した系統樹の結果に従い個体群をグループ分けするとともに，それをもとに分子分散分析（Analysis of Molecular Variance, AMOVA）を行い，個体群の地理的階層性を明らかにした。AMOVAにより示された地域間の遺伝的分化の程度を明らかにするため，個体群間のPairwise F_{ST} を求め，それを地域間で平均し比較した。AMOVAの計算にはArlequin version 3.5.1.2（Excoffier and Lischer, 2010）を，Pairwise F_{ST} の計算にはGenepop version 4.0をそれぞれ用いた。

マイクロサテライト

Beacham *et al.*（2008a）がマイクロサテライト分析を行った26河川39個体群（北海道16河川27個体群，本州10河川12個体群）についてFig. 1およびTable 1に再掲する。合計2,729個体のサケ親魚が分析に使用され，このうち13河川で採集時期の異なる標本が含まれている。採集時期の異なる標本は，Waples（1990）に従い全ての採集時期をまとめて1つの河川個体群と見なして分析されている。

本研究では，Beacham *et al.*（2008a）およびBeacham *et al.*（2009）で示されたマイクロサテライト14遺伝子座の遺伝子頻度データを利用し，各個体群の平均アリル数（A），有効対立遺伝子数（Ae），およびH_Eをそれぞれ以下の式に従い計算した。

$$A = al/L$$
$$Ae = 1/\Sigma pi^2$$
$$H_E = 1\text{-}\Sigma pi^2$$

（ただし，alは解析した全遺伝子座の対立遺伝子数，Lは解析した遺伝子座数，piは対立遺伝子iの頻度をそれぞれ示す）。用いた遺伝子頻度データはカナダ水産海洋省（Fisheries and Ocean Canada）のPacific Biological Stationが運営するウェブサイト内にあるMolecular Genetic Lab Online Dataから取得した（http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/science/facilities-installations/pbs-sbp/mgl-lgm/data-donnees/index-eng.html）。また個体群間の系統樹および地域間のPairwise F_{ST} は，Beacham *et al.*（2008a）内で示されたデータを著者および出版社の許可を得た上で改変・引用した。

結果

アロザイムマーカーの遺伝的変異性　分析に用いたアロザイム20遺伝子座のARの平均，H_EとH_Oの平均，ならびにHWE検定のp値をTable 2に，遺伝子頻度をAppendixに示す。ARは全体で1.988（範囲は1.499－2.698，以下同じ）を示し，20遺伝子座全てで多型性を示した。H_Eの平均は0.192（0.030－0.476），H_Oの平均は0.190（0.031－0.520）を示した。HWEの適合検定の結果，全ての遺伝子座で逸脱は見られなかった（Table 2）。

個体群間の遺伝的変異性　アロザイム20遺伝子座を用いて分析した日本系サケ35個体群において，HWEの適合検定を行ったところ，斜里川01年10月個体群を除く全ての個体群で逸脱は見られなかった（Table 3）。各個体群のARの平均の範囲は1.856-2.217で，北海

道の個体群では1.995±0.446（平均±標準偏差，以下同じ），本州の個体群では1.972±0.489，日本全体では1.988±0.455であった。また，北海道の個体群と本州の個体群におけるARの平均に有意差は見られなかった（p=0.461）。一方，各個体群におけるH_EおよびH_Oの平均の範囲は0.116－0.226および0.087－0.216で，北海道の個体群では0.190±0.165および0.186±0.164，本州の個体群では0.199±0.170および0.200±0.178，日本全体では0.193±0.166および0.190±0.168であった（Table 3）。また北海道の個体群と本州の個体群におけるH_Eの平均に有意差は見られなかったが（p=0.127），H_Oの平均では有意差が見られた（p<0.05）。

一方，マイクロサテライト14遺伝子座の遺伝子頻度データを利用して計算した，各個体群におけるAの平均の範囲は14.6－31.9を示し，北海道の個体群の平均は27.5±2.6，本州の個体群の平均は24.2±3.2，日本全体の平均は26.3±2.8であった（Table 4）。各個体群におけるAeの範囲は9.7－16.9を示し，北海道の個体群では15.7±8.1，本州の個体群では14.2±6.3，日本全体では15.1±7.4であった。また北海道の個体群および本

Table 2. 20 allozyme loci examined in the populations of Japanese chum salmon. The mean allelic richness (AR), expected (H_E) and observed (H_O) heterozygosities, and P value of Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) test over all populations for each allozyme are provided. Critical significance levels (0.05/35=0.0014) for HWE tests were evaluated using Bonferroni adjustment (Rice 1989).

Locus	AR	Mean H_E	Mean H_O	HWE-p value
*sAAT-3**	2.149	0.476	0.453	0.694
*sAH**	1.499	0.030	0.031	1.000
*mAH-3**	2.000	0.486	0.520	0.006
*ALAT**	2.000	0.307	0.296	0.330
*ESTD**	2.036	0.419	0.425	0.639
*FH**	2.267	0.088	0.091	1.000
*bGALA**	2.059	0.106	0.095	0.050
*GAPDH-2**	1.634	0.039	0.039	1.000
*G3PDH-2**	1.664	0.046	0.046	1.000
*bHEX**	1.999	0.225	0.224	0.969
*IDDH-2**	1.841	0.043	0.044	1.000
*mIDHP-1**	2.053	0.192	0.185	0.914
*LDH-A1**	2.000	0.271	0.248	0.378
*sMDH-A1**	1.999	0.209	0.201	0.971
*mMEP-2**	2.027	0.199	0.199	0.999
*sMEP-1**	1.621	0.040	0.038	0.999
*MPI**	1.851	0.078	0.074	1.000
*PEP-LT**	2.666	0.172	0.169	1.000
*PEPB-1**	2.698	0.386	0.381	0.240
*PGDH**	1.704	0.037	0.039	1.000
Overall	1.988	0.193	0.190	

Table 3. Diversity indices for the 35 Japanese populations of chum salmon using 20 allozyme markers. Measures of genetic diversity within each population are the mean allelic richness (AR), expected (H_E) and observed (H_O) heterozygosities, and p value of Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) test. Standard deviation of mean AR, H_E, and H_O of Hokkaido, Honshu, and Japan in parentheses. Critical significance levels (0.05/20=0.0025) for HWE tests were evaluated using Bonferroni adjustment (Rice 1989).

Population	AR	Mean H_E	Mean H_O	HWE-p value
Teshio05	2.053	0.205	0.188	0.983
Chitose97-Sep	2.073	0.201	0.205	0.989
Chitose97-Oct	2.052	0.204	0.197	0.975
Chitose97-Nov	2.044	0.190	0.186	0.990
Toshibetsu90	2.217	0.226	0.212	0.807
Assabu90	2.045	0.200	0.196	0.886
Shibetsu03	2.046	0.191	0.187	0.948
Nishibetsu97-Sep	1.907	0.185	0.184	1.000
Nishibetsu97-Nov	1.957	0.186	0.195	0.504
Ichani05	2.050	0.187	0.185	0.815
Tokushibetsu97-Sep	1.963	0.194	0.176	0.318
Tokushibetsu97-Nov	1.964	0.206	0.214	0.963
Yubetsu92	1.911	0.187	0.188	0.976
Shokotsu92	1.899	0.194	0.186	0.925
Abashiri98	1.996	0.197	0.183	0.976
Shari01-Oct	1.856	0.116	0.087	<0.001
Shari01-Nov	1.963	0.185	0.179	0.995
Kushiro98	1.965	0.179	0.181	0.999
Tokachi97-Sep	1.954	0.181	0.178	0.941
Tokachi97-Nov	2.003	0.192	0.188	0.924
Shikyu91	1.982	0.189	0.204	0.858
Shizunai91	2.057	0.181	0.172	0.955
Yurappu97-Sep	1.914	0.192	0.188	0.997
Yurappu97-Oct	2.061	0.183	0.189	0.997
Yurappu97-Nov	1.938	0.196	0.194	0.542
Akka95	1.992	0.202	0.202	0.996

Table 3. Continued.

Population	AR	Mean H_E	Mean H_O	HWE-*p*value
Hei96	1.899	0.182	0.187	0.943
Orikasa96	1.982	0.194	0.199	1.000
Katagishi95	1.865	0.204	0.222	0.018
Naruse95	1.975	0.196	0.196	0.998
Koizumi96	1.989	0.216	0.215	0.738
Gakko97-Oct	2.003	0.191	0.183	0.979
Gakko97-Dec	1.934	0.198	0.188	0.848
Gakko00-Dec	1.921	0.199	0.204	0.911
Kurobe96	2.160	0.209	0.206	0.941
Hokkaido	1.995 (0.446)	0.190 (0.165)	0.186 (0.164)	
Honshu	1.972 (0.489)	0.199 (0.170)	0.200 (0.178)	
Japan	1.988 (0.455)	0.193 (0.166)	0.190 (0.168)	

州の個体群におけるAおよびAeで統計的な有意差が見られた（Mann-Whitney U検定，A：$p<0.05$，Ae：$p<0.05$）。一方，各個体群におけるH_Eの平均の範囲は0.865－0.924で，北海道の個体群では0.917±0.048，本州の個体群では0.908±0.058，日本全体では0.913±0.052であった。また北海道の個体群および本州の個体群におけるH_Eの平均に統計的な有意差は見られなかった（Mann-Whitney U検定，$p=0.263$）。

日本系サケの遺伝的個体群構造　アロザイム分析に用いた35個体群について近隣結合法による系統樹を作成したところ，基本的に北海道地域と本州地域に明確に分かれた（Fig. 2）。北海道では，厚沢部川個体群を除く北海道日本海地域の個体群と本州日本海地域の個体群である月光川97年10月個体群および黒部川個体群が同じクラスターを形成し，それらは北海道の他地域と明確に分かれた。オホーツク地域の個体群は東部地域（斜里川・網走川）および西部地域（徳志別川・湧別川・渚滑川）でそれぞれクラスターを形成し，根室地域の個体群は遊楽部川97年９月個体群とともにまとまった。一方，太平洋地域ではえりも以東地域にある釧路川個体群と十勝川97年11月個体群およびえりも以西地域にある静内川個体群と遊楽部川97年10月個体群がそれぞれクラスターを形成したが，十勝川97年９月個体群（えりも以東地域）および敷生川個体群（えりも以西地域）はまとまらなかった。本州太平洋地域では閉伊川個体群を除く全ての個体群が同じクラスターを形成したのに対し，本州日本海地域では月光川97年12月個体群と00年12月個体群が遊楽部川97年11月個体群とまとまった。

Beacham *et al.*（2008a）で示された近隣結合法による30個体群（日本26個体群，ロシア１個体群，北米３個体群）の系統樹をFig. 3に改変・再掲する。日本系サケ26個体群とロシア・北米系サケ４個体群は別々のクラスターを形成した。さらに日本系サケは，北海道５地域個体群（北海道日本海・オホーツク・根室・えりも以東・えりも以西）および本州２地域個体群（本州太平洋と本州日本海）の合計７地域個体群にまとまったが，北海道オホーツク地域に位置する幌内川個体群，本州日本海地域に位置する川袋川個体群および早月川個体群はそれぞれ本来の地域個体群とクラスターを形成しなかった。また，アロザイム分析で見られたような北海道地域と本州地域の明確な分離は確認されなかった。

Table 4. Diversity indices for the 26 Japanese populations of chum salmon using allelic frequency data from previous study of microsatellite analyses (Beacham *et al.*, 2008a). Measures of genetic diversity within each population are the average number of alleles (A), mean effective number of alleles (Ae), and expected heterozygosity (H_E). Standard deviation of mean A, Ae, and H_E of Hokkaido, Honshu, and Japan in parentheses.

Population	A	Mean Ae	Mean H_E
Teshio River	26.4	16.3	0.920
Chitose River	31.9	15.4	0.922
Toshibetsu River	23.8	14.4	0.903
Shibetsu River	28.9	15.3	0.922
Nishibetsu River	26.7	16.7	0.915
Tokushibetsu River	29.4	15.5	0.916
Horonai River	21.3	14.1	0.909
Tokoro River	29.0	16.7	0.921
Abashiri River	29.5	16.4	0.916
Shari River	23.9	13.0	0.906
Kushiro River	25.2	14.8	0.915
Tokachi River	29.1	16.3	0.921
Shizunai River	28.4	16.8	0.924
Shikyu River	26.4	16.0	0.916
Yurappu River	30.4	16.9	0.922
Shiriuchi River	30.1	16.8	0.918
Tsugaruishi River	23.8	14.0	0.905
Orikasa River	25.2	14.8	0.916
Sakari River	24.1	13.2	0.902
Oh River	14.6	9.7	0.865
Koizumi River	23.7	14.0	0.907
Kawabukuro River	28.4	16.2	0.921
Gakko River	28.9	15.6	0.921
Miomote River	27.5	16.8	0.922
Uono River	21.9	12.9	0.906
Hayatsuki River	24.4	14.7	0.917
Hokkaido	27.5 (2.6)	15.7 (8.1)	0.917 (0.048)
Honshu	24.2 (3.2)	14.2 (6.3)	0.908 (0.058)
Japan	26.3 (2.8)	15.1 (7.4)	0.913 (0.052)

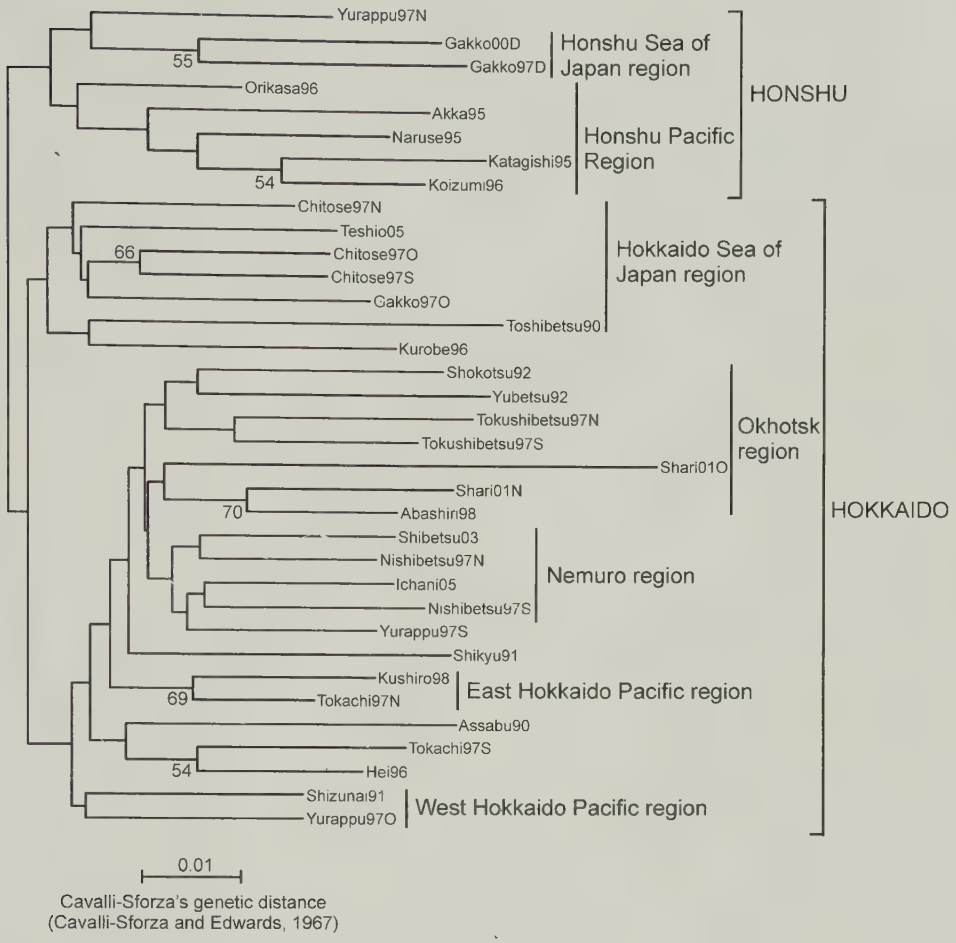


Fig. 2. Neighbor-joining tree based on Cavalli-Sforza's genetic distance for 35 populations of chum salmon surveyed at 20 allozyme loci. Bootstrap values greater than 50% are shown. The sampling year and month (S, September; O, October; N, November; D, December) are coded after river name.

日本系サケの地域個体群間における遺伝的差異　アロザイム分析を行った35個体群について，その地理的階層性を明らかにするためAMOVAを行った（Table 5）。その結果，個体群内での遺伝的変異性が最も高かったものの（98.28%，p<0.001），系統樹分析で示された7地域個体群間においても弱いながらも有意な遺伝的分化が確認された（0.95%，p<0.001）。Pairwise F_{ST} の平均を求め，7地域個体群内および個体群間の遺伝的分化の程度を調べたところ，地域個体群内の値（平均0.009，範囲0.002－0.019）よりも地域個体群間の値（平均0.019，範囲0.006－0.034）が大きかった（Table 6A）。特に，北海道地域と本州太平洋地域の間でより強い遺伝的分化が確認された（平均0.021，範囲0.014-0.034）。

Beacham *et al.*（2008a）で示された7地域個体群内および個体群間のPairwise F_{ST} の平均値をTable 6Bに改変・掲載する。アロザイム分析と同様に，地域個体群内の値（平均0.005，範囲0.002－0.007）よりも地域個体群間の値（平均0.010，範囲0.004－0.016）が大きかった。また北海道地域と本州太平洋地域の間における強い遺伝的分化も，アロザイム分析と同様に確認された（平均0.015，範囲0.011－0.016，Table 6B）。

考察

本研究では日本系サケ個体群について，アロザイム20遺伝子座を遺伝マーカーに用いて遺伝的変異性を求めるとともに，系統樹作成やAMOVA分析などを行い，その遺伝的個体群構造を調べた。また，Beacham *et al.*（2008a）が日本系サケについてマイクロサテラ

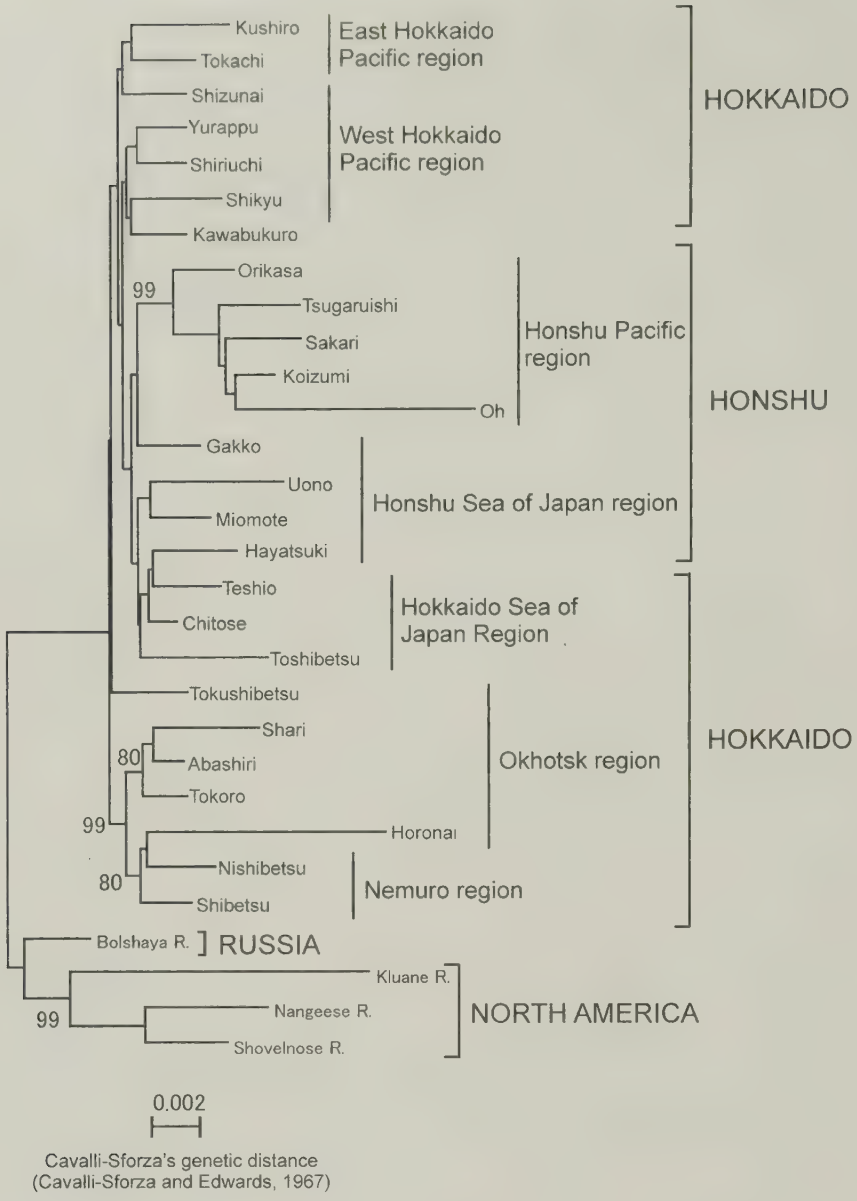


Fig. 3. Neighbor-joining tree based on Cavalli-Sforza's genetic distance for 27 populations of chum salmon surveyed at 14 microsatellite loci. Figure referred and modified to Beacham *et al.* (2008). Bootstrap values greater than 50% are shown.

イト14遺伝子座を用いて示した遺伝子頻度データを元に，日本系サケ個体群の遺伝的変異性を求め，既出データである系統樹やPairwise F_{ST} を引用し，アロザイム分析の結果と比較した。

遺伝マーカーの変異性　今回用いたアロザイム20遺伝子座では，全ての遺伝子座で多型性が確認され，HWEからの逸脱も見られなかった。また，アロザイム20遺伝子座を用いて分析した日本系サケ35個体群においても斜里川01年10月個体群を除いてHWEからの逸脱は見られなかった。斜里川01年10月個体群のヘテロ接合度の期待値および観察値は0.116および0.087であり，同じ斜里川01年の11月個体群（ヘテロ接合度の期待値：0.185，同観察値：0.179）と比較して明らかに小さかった。また斜里川01年10月個体群ではアロザイム20遺伝子座中5遺伝子座でもそれぞれHWEからの逸脱が観察されている（データ未掲載）。一方，斜里川01年10月個体群について，マイクロサテライト14遺伝子座を用いた分析も行われている（Beacham *et al.* 2008a）。そこから得られた遺伝子頻度データより

Table 5. Results of standard AMOVA for seven regions of Japanese chum salmon using 20 allozyme loci. Seven regional groups are adopted from the N-J trees shown in Figs. 2 and 3.

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	Percentage variation
Among groups	6	100.81	0.0182	0.95***
Among populations within groups	28	110.36	0.0147	0.77***
Within populations	4939	9266.16	1.8761	98.28***
Total	4973	9477.32	1.9090	

Average overall loci: $F_{ST} = 0.0172$, $F_{SC} = 0.0078$, $F_{CT} = 0.0095$. ***$p < 0.001$.

Table 6. Mean pairwise F_{ST} values averaged (A) over 20 allozyme loci and (B) 14 microsatellite loci from seven regions of Japanese chum salmon. Comparisons were conducted between individual populations in each region. Mean pairwise F_{ST} data of microsatellite referred to Beacham *et al.* (2008a). Abbreviations of reporting regions are as follows: SJ = Hokkaido Sea of Japan Sea region, NE = Nemuro region, OH = Okhotsk region, EP = East Hokkaido Pacific region, WP = West Hokkaido Pacific region, HP = Honshu Pacific region, HSJ = Honshu Sea of Japan.

	SJ	NE	OH	EP	WP	HP	HSJ
(A) Allozyme							
SJ	0.010						
NE	0.025	0.002					
OH	0.028	0.016	0.019				
EP	0.020	0.009	0.014	0.003			
WP	0.017	0.011	0.017	0.011	0.009		
HP	0.016	0.028	0.028	0.018	0.014	0.011	
HSJ	0.014	0.030	0.034	0.023	0.014	0.006	0.013
(B) Microsatellite							
SJ	0.006						
NE	0.009	0.002					
OH	0.010	0.006	0.006				
EP	0.010	0.006	0.009	0.005			
WP	0.007	0.004	0.006	0.005	0.002		
HP	0.016	0.015	0.016	0.015	0.011	0.006	
HSJ	0.007	0.009	0.010	0.009	0.007	0.014	0.007

求めたA，Ae，およびH_Eはそれぞれ23.9，13.0，および0.906であり，同様にして求めた他個体群の値と比較して同程度であった。また，斜里川01年10月個体群はSNP53遺伝子座でも分析されているが，その結果ではHWEは成立している（Seeb *et al.*, 2011）。アロザイム分析と他の遺伝マーカーの結果が食い違った理由として一つ考えられるのは，使用した分析個体数の違いである。マイクロサテライト分析およびSNP分析で使用した個体数はそれぞれ80個体，77個体であったのに対し，今回のアロザイム分析で用いた個体数は38個体と他の遺伝マーカーの半分程度であった。そのため，使用したサンプルに何らかの偏り（性比等）が生じており，その結果が反映された可能性がある。

北太平洋における日本系サケ個体群の遺伝的多様性　日本系サケ35個体群のH_Eの平均は0.192（範囲は0.116－0.216）であった。一方，過去のアロザイム分析結果から求めた外国系サケ個体群のH_Eの平均（および分析に用いられた遺伝子座数）は，ロシア系サケ0.081（Winans *et al.*, 1994；61遺伝子座）および北アラスカ0.127（Seeb and Crane, 1999；40遺伝子座）となった。分析に用いた遺伝子座およびその数に違いはあるものの，基本的に日本系サケ個体群の平均H_Eは外国系サケ個体群と比べ高い傾向を示し，統計的にも有意であった（Mann-Whitney U検定，$p<0.001$）。また，マイクロサテライト14遺伝子座による日本系サケのH_Eの平均は0.913で，ロシア系サケ（0.893）および北米系サケ（0.864）よりも有意に高い値を示した（Mann-Whitney U検定，$p<0.001$；ロシア系および北米系サケのヘテロ接合度の平均は，Molecular Genetic Lab Online Data http://www.pac.dfo-mpo.gc.ca/science/facilities-installations/pbs-sbp/mgl-lgm/data-donnees/index-eng.html から取得した遺伝子頻度データを用いて算出）。これらの結果は，日本系サケの遺伝的多様性が他の地域のサケと比較し高いことを意味する。日本系サケの高い遺伝的多様性は，ミトコンドリアDNAによる分析でも示されており（Sato *et al.*, 2004; Yoon *et al.*, 2008），その理由として日本系サケ個体群はロシア系および北米系サケ個体群よりも長い歴史を有しているためではないかと推測されている（Sato *et al.*, 2004）。また，日本系サケ個体群は分布の南限に位置しており，その遺伝的個体群構造や遺伝的多様性は地質学的な環境変動の影響を受けやすかったとも考えられている（佐藤, 2013）。以上のことより，日本系サケはその長い歴史の中で様々な地質学的イベントを経験することにより，他地域のサケ個体群には無い高い遺伝的多様性を獲得したのかもしれない。一方，北太平洋のサケ個体群についてSNP53遺伝子座を用いて分析した研究では，日本系サケのヘテロ接合度の平均はロシア系および北米系サケよりも若干低い値を示した（Seeb *et al.*, 2011）。SNPと他のマーカーの結果が異なる詳しい要因は不明であるが，SNPマーカーのascertainment bias（確認バイアス）による影響が指摘されている（Seeb *et al.*, 2011）。また，この研究で使用されたSNPマーカーは，北米系サケ個体群間で比較的高い変異性が見られるものが選択されているため，日本系個体群と北米系個体群で遺伝的多様性を比較するのに不向きである可能性も考えられる。

日本地域におけるサケ個体群の遺伝的変異性　北海道地域と本州地域のサケ個体群の遺伝的変異性については，その傾向がアロザイムとマイクロサテライトで異なっていた。アロザイム分析では，ARは北海道地域と本州地域で有意差は見られなかった（$p=0.461$）。またH_Eの平均も有意差は無いものの（$p=0.127$），北海道地域0.190，本州地域0.199となり，本州地域のサケ個体群で高くなる傾向が見られた。一方マイクロサテライトでは，北海道地域と本州地域におけるAの平均およびAeの平均はいずれも北海道地域で高く，統計的な有意差が生じていた（A: $p<0.05$, Ae: $p<0.05$）。またH_Eの平均も北海道地域で0.917，本州地域で0.908となり，有意差はなかったものの北海道地域で高い傾向を示した（$p=0.263$）。今回のアロザイム分析で用いた35個体群の内訳は北海道25個体群（17河川），本州10個体群（8河川）で，また本州日本海側の4個体群のうち3個体群は月光川由来であった。一方，Beacham *et al.*（2008a）のマイクロサテライト分析で用いられたのは北海道27個体群（16河川），本州12個体群（9河川）で，そのうち本州日本海側の分析個体群は5個体群（5河川）と全て異なる河川由来であった。もしかしたら，この分析河川数の違いが，二つの遺伝マーカーで異なる結果を示す要因の一つなのかもしれない。今後は，それぞれの地域全体を網羅するように河川を選択し，分析を実施していく必要がある。

日本系サケ個体群の遺伝構造　アロザイム分析および過去のマイクロサテライト分析により作成した系統樹から，日本系サケは7地域個体群（北海道日本海，根室，オホーツク，えりも以東，えりも以西，本州太平洋，本州日本海）に分かれることが明らかとなった。またアロザイム分析データに基づくAMOVAの結果から，この7地域個体群間では弱いながらも有意な遺伝的分化が生じていること（0.95%，$p<0.001$），Pairwise F_{ST} の結果から遺伝的分化は地域個体群内よりも地域

個体群間で大きく，特に北海道と本州の地域個体群間で値が大きくなる傾向にあることが認められた。北海道地域と本州地域間における遺伝的分化は，過去のミトコンドリアDNAによる研究でも示されており（Sato *et al.*, 2001, 2004），今回の結果はこれを支持している。一方，日本系サケの遺伝的個体群構造はこれまでの研究ではあまりはっきりしてこなかった。Okazaki (1983) によるアロザイム分析では，日本系サケの地域個体群は北海道，本州太平洋北部，本州太平洋南部，本州日本海北部，本州日本海南部の5つに分かれる。またミトコンドリアDNAによる分析では，北海道，本州太平洋，本州日本海の3地域個体群が示されている（Sato *et al.*, 2001, 2004）。今回行ったアロザイム分析およびマイクロサテライト分析では北海道5地域個体群，本州2地域個体群となり，異なる遺伝マーカーを使用しているにもかかわらず同じ結果となった。また日本系サケ57個体群についてSNPマーカー52遺伝子座を用いて行った分析でも，北海道6地域個体群，本州2地域個体群に分かれ，これらの地域個体群間で弱いながら遺伝的分化が生じていることが分かっている（Sato *et al.*, 2014）。以上のことより，日本系サケ個体群は北海道が少なくとも5地域個体群，本州が2地域個体群程度に分かれるものと推察される（Fig. 4）。これまで日本では，過去120年以上にわたりサケのふ化放流事業が実施されており，1960年代－1980年代にかけては北海道内を中心に地域個体群を越えた種卵の移殖放流も多く行われていた（北海道さけ・ますふ化場，1965－1988）。しかし今回の分析から，日本系サケでは他地域と比較し高い遺伝的多様性が保たれ，また一定の遺伝的個体群構造が存在することが確認された。これらの結果は現時点において日本系サケ個体群では移殖の影響をそれほど受けておらず，遺伝的な枠組みがある程度残されていることを示唆している。その理由として，サケはそれぞれの地域環境に適応した特性を持っていることから（Quinn, 1993；Eliason *et al.*, 2011），移殖されたサケ個体群は移殖先の異なる環

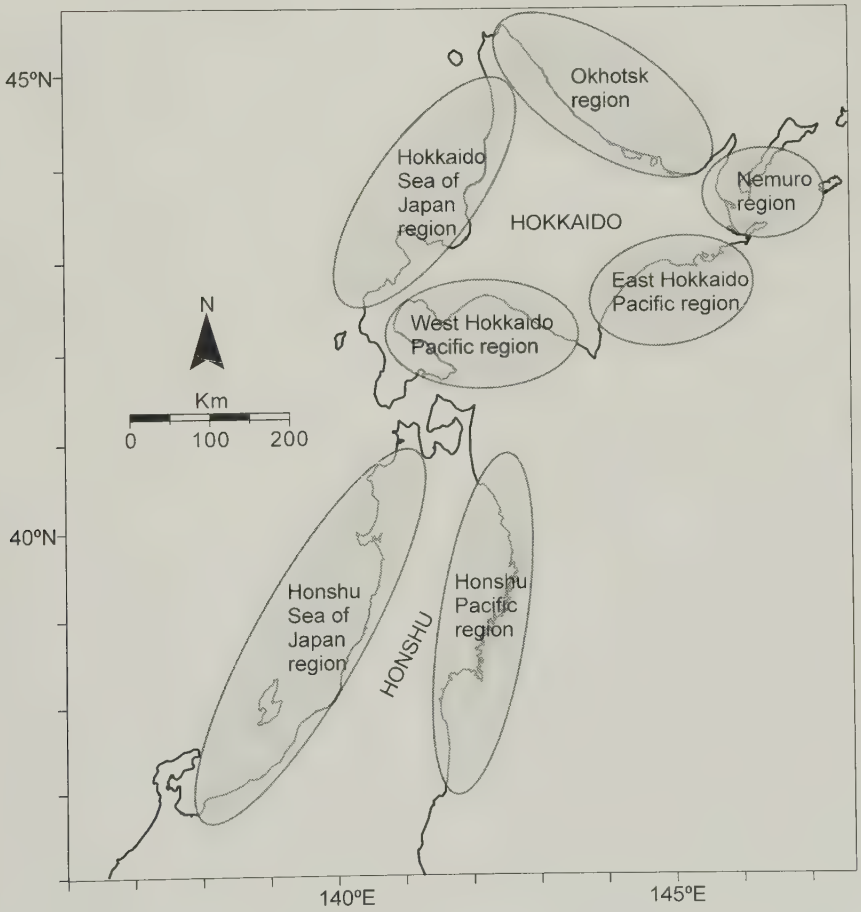


Fig. 4. Schematic diagram of regional populations of chum salmon in Japan estimated by the present allozymes and the previous microsatellite data (Beacham *et al.*, 2008a).

境（例えば水温等）に上手く適応できず，その多くが生存できなかったためではないかと推察される。今後は，日本系サケ個体群について遺伝的なモニタリングを実施し，この遺伝的枠組みに変化が生じないかを注視していく必要がある。

一方で，いくつかの河川個体群については地理的な位置と遺伝的な地域個体群が一致せず，その要因として移殖による影響が強く示唆される事例も見られた。例えば本州日本海地域の河川である月光川97年10月個体群は北海道日本海地域と一つのクラスターを形成した。月光川に回帰するサケ資源は元々12月遡上群を主群とする一峰型の資源構造だったが，1978年から1993年の約15年間にわたり，前期群造成のため10月遡上群を主群とする北海道日本海地域の千歳川から発眼卵の移殖が継続的に行われた。その結果，月光川では1980年には存在しなかった10月遡上群（前期群）が徐々に現れはじめ，約20年後の2003年には10月と12月をピークとする二峰型の資源構造となった。アロザイム分析から月光川前期群は北海道日本海の個体群，特に千歳川と近いことから，過去の千歳川からの移殖群が月光川に定着したと考えられる（Urawa, 2002）。このように，過去の移殖の影響が現在も続いていると考えられる河川もあることから，遺伝的個体群構造を考える際にはその可能性についても考慮する必要がある。

また近年は，遡上時期の違いがサケ個体群の遺伝構造に影響を与えている可能性も指摘されている。佐藤（2013）はサケではその遡上時期が一つの河川で数ヶ月にわたり続くことから，同じ河川や地域でも遡上時期により遺伝的特性や遺伝的個体群構造が異なる可能性があると指摘し，その一例として北米ユーコン川の報告（Olsen *et al.*, 2008）を挙げている。この報告では，ユーコン川に存在する夏ザケ個体群と秋ザケ個体群について遺伝分析を行い，その遺伝的個体群構造が異なることを明らかにするとともに，それが遡上時期の違いに起因する可能性を指摘している。本研究でもえりも以西地域に位置する遊楽部川において，遡上時期の異なる9月遡上群・10月遡上群・11月遡上群をアロザイム分析したが，9月遡上群は根室地域，10月遡上群はえりも以西地域，11月群遡上は本州日本海地域の河川個体群とそれぞれ別々にクラスターを形成した。これまでの研究において，遊楽部川のサケでは前期遡上群と後期遡上群で遺伝的分化が生じていることが示唆されており（中原, 2004; Yokotani *et al.*, 2009），今回の結果もそれを反映している可能性がある。一方で，千歳川や徳志別川，西別川でも同様の分析を行ったが，遊楽部川で示されたような違いは見られなかった。しかし，これらの河川を含む北海道内の増殖河川に回帰したサケ親魚の遡上時期は，それらが採卵された時期とほぼ同一であり，さらにその傾向は年齢とは無関係であることが示されている（高橋, 2013）。また近年，さけます類の遡上時期や産卵行動には「時計遺伝子」が関与していること，この時計遺伝子に種間や種内で多型が存在し，それが適応的に働いて遡上時期や産卵行動を調節している可能性があることなどが示唆されており（O'Malley *et al.*, 2010），日本系サケの遡上時期の調節にもこの時計遺伝子の関与が考えられる（佐藤, 2013）。以上のことから，今後は地理的な要因だけでなく時間的な要因にも着目した，より詳細な日本系サケの「時空間的」個体群構造を明らかにしていく必要がある。

今回の結果より，日本系サケの遺伝的個体群構造の一端が明らかとなった。また，国外の他地域と比較しても高い遺伝的多様性を保っていることも示唆された。これらは現在急速に変化している海洋環境に対し，日本系サケがうまく適応するための重要な要素になるとともに，将来にわたり水産資源として持続的に利用するための基盤となることから（佐藤, 2013），遺伝的モニタリング等を通じて保全していくことが重要である。また今回得られた結果は，遺伝的多様性に配慮したふ化放流事業に必要な，適切な保全単位の設定や遺伝的多様性管理方策ガイドラインの作成などに際し基礎的な情報になる。一方で，遡上時期別の遺伝的個体群構造といった，現時点では未解明の部分についても徐々に明らかにし，遺伝的多様性を保全するための新たな知見を集積することも必要である（佐藤, 2013）。今後も日本系サケ資源の遺伝的多様性を守りつつ持続的に利用するため，遺伝学的知見に基づいた研究・分析・モニタリング等を継続的に実施することが重要である。

謝辞

本研究の遂行にあたり，サンプル採集に協力していただいた北海道さけ・ますふ化場（当時）およびさけ・ます資源管理センター（当時）の各事業所職員各位に深く感謝申し上げる。また，本論文の作成にあたり，有益なコメントをくださった北海道大学の荒木仁志教授，英文要旨の校閲の労をとっていただいたPacific Biological Station（カナダ）のTerry D. Beacham博士に深く感謝申し上げる。

引用文献

Aebersold P. B., Winans G. A., Teel D. J., Milner G.

B., and Utter F., 1987: Manual for starch gel electrophoresis: a method for the detection of genetic variation.U.S. Dept. Commerce, *NOAA Tech. Rep.*, **61**, 1-19

Beacham T. D., Candy J. R., Le K. D., and Wetklo M., 2009: Population structure of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) across the Pacific Rim, determined from microsatellite analysis. *Fish. Bull.*, **107**, 244-260.

Beacham T. D., Sato S., Urawa S., Le K. D., and Wetklo M., 2008a: Population structure and stock identification of chum salmon *Oncorhynchus keta* from Japan determined by microsatellite DNA variation. *Fish. Sci.*, **74**, 983-994.

Beacham T. D., Spilsted B., Le K. D., and Wetklo M., 2008b: Population structure and stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from British Columbia determined with microsatellite DNA variation. *Can. J. Zool.*, **86**, 1002-1014.

Brykov V. A., Kirillova O. N., Kukhlevskii A. D., Polyakova N. E., and Skurikhina L. A., 2000: A study of mitochondrial DNA variation in populations of chum salmon *Oncorhynchus keta* Walbaum from rivers of Primorye and the Sakhalin Island. *Russ. J. Genet.*, **36**, 1166-1170.

Cavalli-Sforza, L.L., and Edwards, A.W., 1967: Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. *Am. J. Hum. Genet.*, **19**, 233-257.

Cronin M. A., Spearman W. J., Wilmot R. L., Patton J. C., and Bickham J. W., 1993: Mitochondrial DNA variation in Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and chum salmon (*O. keta*) detected by restriction enzyme analysis of polymerase chain reaction (PCR) products. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**, 708-715.

Eliason E. J., Clark T. D., Hague M. J., Hanson L. M., Gallagher Z. S., Jeffries K. M., Gale M. K., Patterson D. A., Hinch S. G., and Farrell A. P., 2011: Differences in thermal tolerance among sockeye salmon populations. *Science*, **332**, 109-112.

Excoffier L., and Lischer H. E. L., 2010: Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.*, **10**, 564-567.

Goudet J., 1995: FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. *J. Hered.*, **86**, 485-486.

Grant W. S., 2012: Understanding the adaptive consequences of hatchery-wild interactions in Alaska salmon. *Environ. Biol. Fishes*, **94**, 325-342.

Hilborn R., 1992: Hatcheries and the future of salmon in the Northwest. *Fisheries*, **17**, 5-8.

北海道さけ・ますふ化場, 1965-1988：昭和40年度－昭和63年度水産庁北海道さけ・ますふ化場事業成績書.

Kijima A., and Fujio Y., 1982: Correlation between geographic distance and genetic distance in populations of chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1703-1709.

Kitada S., and Kishino H., 2004: Examining genetic effect hypotheses of hatchery fish on wild populations: A bayesian approach. *In* Stock Enhancement and Sea Ranching. *Edited by* Leber K. M., Kitada S., Blankenship H. L., and Svasand T. Blackwell Publishing, Oxford. pp. 153-167.

Kobayashi T., 1980: Salmon propagation in Japan. *In* Salmon Ranching. *Edited by* J. E. Thorpe Academic Press, London. pp. 91-107.

Langella O., 1999: Population 1.2.30: population genetic software. Available from http://bioinformatics.org/~tryphon/populations/.

Mayama H., and Ishida Y., 2003: Japanese studies on the early ocean life of juvenile salmon. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **3**, 41-67.

中原立喜, 2004: シロザケ（*Oncorhynchus keta*）の雄の繁殖形質にはたらく人工孵化放流の影響, 北海道大学大学院農学研究科環境資源学専攻修士課程論文, 札幌, 25 p.

O'Malley K. G., Ford M. J., and Hard J. J., 2010: Clock polymorphism in Pacific salmon: evidence for variable selection along a latitudinal gradient. *P. Roy. Soc. B.*, **277**, 3703-3714.

Okazaki T., 1982: Geographical distribution of allelic variations of enzymes in chum salmon *Oncorhynchus keta*, river populations of Japan and the effects of transplantation. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1525-1535.

Okazaki T., 1983: Genetic structure of chum salmon *Oncorhynchus keta* river poplations. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **49**, 189-196.

Olsen J. B., Flannery B. G., Beacham T. D., Bromaghin J. F., Crane P. A., Lean C. F., Dunmall K. M., and Wenburg J. K., 2008: The influence of hydrographic structure and seasonal run timing on genetic diversity and isolation-by-distance in chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **65**, 2026-2042.

Park L. K., Brainard M. A., Dightman D. A., and Winans G. A., 1993: Low levels of intraspecific variation in the mitochondrial DNA of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.*, **2**, 362-370.

Perriere G., and Gouy M., 1996: WWW-Query: An on-line retrieval system for biological sequence banks. *Biochimie*, **78**, 364-369.

Phelps S. R., Leclair L. L., Young S., and Blankenship H. L., 1994: Genetic diversity patterns of chum salmon in the Pacific Northwest. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 65-83.

Quinn T. P., 1993: A review of homing and straying of wild and hatchery-produced salmon. *Fish. Res.*, **18**, 29-44.

Rice W. R., 1989: Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, **43**, 223-225.

Rousset F., 2008: GENEPOP'007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.*, **8**, 103-106.

Saitou N., and Nei M., 1987: The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, **4**, 406-425.

佐野誠三, 1966: 北太平洋のさけます—第3部, 北太平洋さけます生活史の検討3. 極東産しろざけ. 北太平洋漁業国際委員会研報, **18**, 33-46.

佐藤俊平, 2011: 天然さけます資源はなぜ必要か. ていち, **119**, 43-53.

佐藤俊平, 2013: DNAから見た日本系サケの遺伝的集団構造とその多様性. Salmon 情報, **7**, 3-7.

Sato S., Ando J., Ando H., Urawa S., Urano A., and Abe S., 2001: Genetic variation among Japanese populations of chum salmon inferred from the nucleotide sequences of the mitochondrial DNA control region. *Zool. Sci.*, **18**, 99-106.

Sato S., Templin W. D., Seeb L. W., Seeb J. E., and Urawa S., 2014: Genetic structure and diversity of Japanese chum salmon populations inferred by single nucleotide polymorphism markers. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **143**, 1231-1246.

Sato S., Kojima H., Ando J., Ando H., Wilmot R. L., Seeb L. W., Efremov V., LeClair L., Buchholz W., Jin D. H., Urawa S., Kaeriyama M., Urano A., and Abe S., 2004: Genetic population structure of chum salmon in the Pacific Rim inferred from mitochondrial DNA sequence variation. *Environ. Biol. Fishes*, **69**, 37-50.

Seeb L. W., and Crane P. A., 1999: High genetic heterogeneity in chum salmon in western Alaska, the contact zone between northern and southern lineages. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **128**, 58-87.

Seeb L. W., Templin W. D., Sato S., Abe S., Warheit K., Park J. Y., and Seeb J. E., 2011: Single nucleotide polymorphisms across a species' range: implications for conservation studies of Pacific salmon. *Mol. Ecol. Resour.*, **11**, 195-217.

Shaklee J. B., Allendorf F. W., Morizot D. C., and Whitt G. S., 1990: Gene Nomenclature for Protein-Coding Loci in Fish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **119**, 2-15.

高橋　悟, 2013: サケの採卵時期の違いによる親魚の回帰時期と回帰年齢. Salmon 情報, **7**, 16-19.

Taylor E. B., Beacham T. D., and Kaeriyama M., 1994: Population structure and identification of North Pacific ocean chum salmon (*Oncorhynchus keta*) revealed by an analysis of minisatellite DNA variation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 1430-1442.

Urawa S., 2002: Genetic conservation of salmon in Japan: a case study. Proceedings of 2nd International Symposium on Stock Enhancement and Sea Ranching, Kobe. p. 73.

浦和茂彦, 2000: 日本系サケの回遊経路と今後の研究課題. さけ・ます資源管理センターニュース, **5**, 3-9.

浦和茂彦, 2015: 日本系サケの海洋における分布と回遊. 水研センター研報, **39**, 9-19.

Waples R. S., 1990: Temporal changes of allele frequency in Pacific salmon - implications for mixed-stock fishery analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 968-976.

Wilmot R. L., Kondzela C. M., Guthrie C. M., and Masuda M. M., 1998: Genetic stock identification of chum salmon harvested incidentally in the 1994 and 1995 Bering Sea trawl fishery *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 285-299.

Winans G. A., Aebersold P. B., Urawa S., and Varnavskaya N. V., 1994: Determining continent

of origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) using genetic stock identification techniques: status of allozyme baseline in Asia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 95-113.

Yokotani R., Azuma N., Kudo H., Abe S., and Kaeriyama M., 2009: Genetic differentiation between early- and late-run populations of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) naturally spawned in the Yurappu River inferred from mitochodnrial DNA analysis. *Fish Genet. Breed. Sci.*, **39**, 9-16.

Yoon M., Sato S., Seeb J. E., Brykovk V., Seeb L. W., Varnavskaya N. V., Wilmot R. L., Jin D. H., Urawa S., Urano A., and Abe S., 2008: Mitochondrial DNA variation and genetic population structure of chum salmon *Oncorhynchus keta* around the Pacific Rim. *J. Fish Biol.*, **73**, 1256-1266.

Appendix. Allele frequencies at 20 allozyme loci in 35 populations of Japanese chum salmon.

	*sAAT-3**					*mAH-3**			*sAH**			
Population	N	100	90	110	70	N	100	124	N	100	90	106
Teshio05	39	0.577	0.410	0.000	0.013	33	0.621	0.379	40	1.000	0.000	0.000
Chitose97-Sep	80	0.531	0.469	0.000	0.000	80	0.575	0.425	80	0.994	0.006	0.000
Chitose97-Oct	79	0.563	0.430	0.000	0.006	76	0.533	0.467	80	0.994	0.006	0.000
Chitose97-Nov	79	0.538	0.456	0.000	0.006	77	0.552	0.448	80	0.994	0.000	0.006
Toshibetsu90	77	0.494	0.506	0.000	0.000	76	0.539	0.461	79	0.930	0.063	0.006
Assabu90	72	0.542	0.458	0.000	0.000	37	0.459	0.541	79	0.905	0.076	0.019
Shibetsu03	80	0.500	0.500	0.000	0.000	80	0.556	0.444	80	0.988	0.000	0.013
Nishibetsu97-Sep	76	0.579	0.421	0.000	0.000	78	0.538	0.462	80	0.969	0.000	0.031
Nishibetsu97-Nov	78	0.603	0.397	0.000	0.000	80	0.525	0.475	80	0.994	0.000	0.006
Ichani05	40	0.675	0.325	0.000	0.000	40	0.563	0.438	40	0.975	0.000	0.025
Tokushibetsu97-Sep	79	0.570	0.430	0.000	0.000	79	0.570	0.430	79	0.968	0.025	0.006
Tokushibetsu97-Nov	38	0.645	0.355	0.000	0.000	40	0.525	0.475	40	0.950	0.050	0.000
Yubetsu92	36	0.681	0.319	0.000	0.000	67	0.500	0.500	80	1.000	0.000	0.000
Shokotsu92	77	0.662	0.338	0.000	0.000	80	0.500	0.500	78	0.994	0.000	0.006
Abashiri98	73	0.582	0.418	0.000	0.000	77	0.494	0.506	80	1.000	0.000	0.000
Shari01-Oct	36	0.611	0.389	0.000	0.000	38	0.434	0.566	38	0.934	0.053	0.013
Shari01-Nov	40	0.613	0.388	0.000	0.000	40	0.463	0.538	40	1.000	0.000	0.000
Kushiro98	80	0.613	0.388	0.000	0.000	80	0.513	0.488	79	1.000	0.000	0.000
Tokachi97-Sep	80	0.550	0.450	0.000	0.000	80	0.538	0.463	80	1.000	0.000	0.000
Tokachi97-Nov	80	0.581	0.419	0.000	0.000	78	0.532	0.468	80	1.000	0.000	0.000
Shikyu91	76	0.586	0.414	0.000	0.000	54	0.630	0.370	80	0.981	0.000	0.019
Shizunai91	79	0.646	0.348	0.000	0.006	79	0.620	0.380	80	0.994	0.006	0.000
Yurappu97-Sep	78	0.538	0.462	0.000	0.000	75	0.573	0.427	80	0.956	0.000	0.044
Yurappu97-Oct	80	0.600	0.394	0.000	0.006	77	0.604	0.396	80	0.969	0.000	0.031
Yurappu97-Nov	79	0.696	0.304	0.000	0.000	79	0.620	0.380	80	1.000	0.000	0.000
Akka95	79	0.582	0.392	0.000	0.025	79	0.658	0.342	80	1.000	0.000	0.000
Hei96	45	0.667	0.333	0.000	0.000	42	0.560	0.440	45	1.000	0.000	0.000
Orikasa96	79	0.551	0.443	0.000	0.006	80	0.563	0.438	80	1.000	0.000	0.000
Katagishi95	79	0.589	0.411	0.000	0.000	79	0.665	0.335	79	1.000	0.000	0.000
Naruse95	80	0.738	0.256	0.000	0.006	80	0.544	0.456	80	0.981	0.006	0.013
Koizumi96	80	0.606	0.394	0.000	0.000	80	0.625	0.375	80	0.975	0.000	0.025
Gakko97-Oct	36	0.639	0.361	0.000	0.000	39	0.551	0.449	40	1.000	0.000	0.000
Gakko97-Dec	46	0.576	0.424	0.000	0.000	46	0.674	0.326	46	1.000	0.000	0.000
Gakko00-Dec	79	0.652	0.348	0.000	0.000	79	0.665	0.335	78	1.000	0.000	0.000
Kurobe96	40	0.513	0.463	0.000	0.025	40	0.588	0.413	40	0.975	0.025	0.000

Appendix. Continued.

	*ALAT**				*ESTD**				*FH**		
Population	N	100	93	105	78	N	100	91	110	N	100	75
Teshio05	40	0.688	0.313	0.000	0.000	40	0.613	0.388	0.000	40	0.988	0.013
Chitose97-Sep	80	0.794	0.206	0.000	0.000	80	0.581	0.419	0.000	80	0.988	0.006
Chitose97-Oct	80	0.794	0.206	0.000	0.000	80	0.613	0.388	0.000	80	0.963	0.038
Chitose97-Nov	80	0.888	0.113	0.000	0.000	80	0.631	0.369	0.000	80	0.969	0.019
Toshibetsu90	78	0.788	0.212	0.000	0.000	79	0.620	0.380	0.000	80	0.963	0.025
Assabu90	78	0.718	0.282	0.000	0.000	73	0.699	0.301	0.000	79	0.911	0.082
Shibetsu03	80	0.856	0.144	0.000	0.000	80	0.694	0.306	0.000	80	0.963	0.031
Nishibetsu97-Sep	80	0.800	0.200	0.000	0.000	80	0.700	0.300	0.000	80	0.969	0.031
Nishibetsu97-Nov	80	0.756	0.244	0.000	0.000	80	0.744	0.256	0.000	80	0.938	0.056
Ichani05	40	0.825	0.175	0.000	0.000	40	0.750	0.250	0.000	40	0.975	0.025
Tokushibetsu97-Sep	80	0.800	0.200	0.000	0.000	80	0.731	0.269	0.000	80	0.994	0.006
Tokushibetsu97-Nov	40	0.750	0.250	0.000	0.000	40	0.663	0.338	0.000	40	0.988	0.013
Yubetsu92	78	0.686	0.314	0.000	0.000	76	0.691	0.303	0.007	80	0.975	0.025
Shokotsu92	79	0.684	0.316	0.000	0.000	78	0.750	0.250	0.000	80	0.956	0.044
Abashiri98	80	0.775	0.225	0.000	0.000	80	0.769	0.231	0.000	80	0.969	0.019
Shari01-Oct	38	0.697	0.303	0.000	0.000	38	0.776	0.211	0.013	38	1.000	0.000
Shari01-Nov	40	0.800	0.200	0.000	0.000	40	0.825	0.175	0.000	40	0.988	0.000
Kushiro98	80	0.819	0.181	0.000	0.000	80	0.788	0.213	0.000	80	0.938	0.044
Tokachi97-Sep	80	0.788	0.213	0.000	0.000	80	0.856	0.138	0.006	80	0.913	0.044
Tokachi97-Nov	80	0.850	0.150	0.000	0.000	80	0.731	0.269	0.000	80	0.925	0.044
Shikyu91	80	0.863	0.138	0.000	0.000	78	0.667	0.333	0.000	80	0.994	0.006
Shizunai91	80	0.869	0.131	0.000	0.000	76	0.704	0.296	0.000	80	0.956	0.044
Yurappu97-Sep	80	0.794	0.206	0.000	0.000	80	0.669	0.331	0.000	80	0.988	0.006
Yurappu97-Oct	80	0.850	0.150	0.000	0.000	80	0.681	0.319	0.000	80	0.956	0.019
Yurappu97-Nov	68	0.794	0.206	0.000	0.000	80	0.675	0.325	0.000	80	0.925	0.038
Akka95	80	0.800	0.200	0.000	0.000	80	0.600	0.400	0.000	80	0.919	0.013
Hei96	45	0.811	0.189	0.000	0.000	45	0.767	0.233	0.000	45	0.933	0.056
Orikasa96	80	0.788	0.213	0.000	0.000	80	0.663	0.338	0.000	80	0.963	0.013
Katagishi95	79	0.886	0.114	0.000	0.000	79	0.646	0.354	0.000	79	0.880	0.044
Naruse95	80	0.856	0.144	0.000	0.000	80	0.619	0.381	0.000	80	0.906	0.038
Koizumi96	80	0.863	0.138	0.000	0.000	80	0.688	0.313	0.000	80	0.900	0.044
Gakko97-Oct	40	0.838	0.163	0.000	0.000	40	0.613	0.388	0.000	40	1.000	0.000
Gakko97-Dec	46	0.880	0.120	0.000	0.000	46	0.674	0.326	0.000	46	0.870	0.120
Gakko00-Dec	80	0.888	0.113	0.000	0.000	80	0.619	0.381	0.000	80	0.969	0.019
Kurobe96	40	0.763	0.238	0.000	0.000	40	0.563	0.438	0.000	40	0.950	0.038

Appendix. Continued.

	*bGALA**				*GAPDH-2**			*G3PDH-2**			
Population	N	100	74	113	90	N	100	50	N	100	90	131
Teshio05	40	0.925	0.063	0.013	0.000	40	0.975	0.025	40	0.963	0.038	0.000
Chitose97-Sep	80	0.925	0.050	0.025	0.000	80	1.000	0.000	80	0.975	0.025	0.000
Chitose97-Oct	80	0.913	0.075	0.013	0.000	80	0.994	0.006	80	0.981	0.019	0.000
Chitose97-Nov	80	0.938	0.063	0.000	0.000	80	0.944	0.056	80	0.969	0.031	0.000
Toshibetsu90	77	0.942	0.058	0.000	0.000	80	0.969	0.031	80	0.975	0.025	0.000
Assabu90	79	0.962	0.038	0.000	0.000	79	0.987	0.013	79	0.975	0.025	0.000
Shibetsu03	80	0.913	0.081	0.006	0.000	80	0.988	0.013	80	0.938	0.063	0.000
Nishibetsu97-Sep	80	0.969	0.031	0.000	0.000	80	1.000	0.000	80	0.969	0.031	0.000
Nishibetsu97-Nov	80	0.950	0.050	0.000	0.000	80	0.975	0.025	80	0.956	0.044	0.000
Ichani05	40	0.900	0.100	0.000	0.000	40	0.988	0.013	40	0.900	0.100	0.000
Tokushibetsu97-Sep	80	0.913	0.088	0.000	0.000	80	0.994	0.006	80	0.938	0.063	0.000
Tokushibetsu97-Nov	40	0.888	0.113	0.000	0.000	40	0.963	0.038	40	0.988	0.013	0.000
Yubetsu92	80	0.938	0.063	0.000	0.000	80	0.975	0.025	40	0.975	0.025	0.000
Shokotsu92	79	0.937	0.063	0.000	0.000	80	1.000	0.000	80	1.000	0.000	0.000
Abashiri98	80	0.900	0.094	0.006	0.000	80	1.000	0.000	80	0.975	0.025	0.000
Shari01-Oct	38	0.908	0.092	0.000	0.000	38	1.000	0.000	38	0.974	0.026	0.000
Shari01-Nov	40	0.925	0.075	0.000	0.000	40	1.000	0.000	40	0.950	0.050	0.000
Kushiro98	79	0.962	0.038	0.000	0.000	80	0.969	0.031	80	0.988	0.013	0.000
Tokachi97-Sep	80	0.975	0.019	0.000	0.006	80	0.975	0.025	80	1.000	0.000	0.000
Tokachi97-Nov	80	0.938	0.063	0.000	0.000	80	0.981	0.019	79	0.962	0.038	0.000
Shikyu91	80	0.956	0.038	0.006	0.000	79	0.994	0.006	80	0.963	0.038	0.000
Shizunai91	79	0.962	0.038	0.000	0.000	80	0.988	0.013	80	0.963	0.038	0.000
Yurappu97-Sep	80	0.950	0.050	0.000	0.000	80	0.988	0.013	80	0.988	0.013	0.000
Yurappu97-Oct	80	0.938	0.063	0.000	0.000	80	0.950	0.050	80	0.975	0.025	0.000
Yurappu97-Nov	80	0.963	0.038	0.000	0.000	80	0.988	0.013	80	1.000	0.000	0.000
Akka95	80	0.938	0.063	0.000	0.000	80	0.931	0.069	80	0.963	0.038	0.000
Hei96	45	0.956	0.044	0.000	0.000	45	0.978	0.022	45	1.000	0.000	0.000
Orikasa96	80	0.931	0.063	0.000	0.006	80	0.963	0.038	80	0.988	0.013	0.000
Katagishi95	79	0.981	0.019	0.000	0.000	79	0.956	0.044	79	1.000	0.000	0.000
Naruse95	80	0.994	0.006	0.000	0.000	80	0.956	0.044	80	0.988	0.013	0.000
Koizumi96	80	0.956	0.044	0.000	0.000	80	0.956	0.044	80	0.994	0.006	0.000
Gakko97-Oct	40	0.963	0.038	0.000	0.000	40	0.988	0.013	40	1.000	0.000	0.000
Gakko97-Dec	46	1.000	0.000	0.000	0.000	46	0.978	0.022	46	1.000	0.000	0.000
Gakko00-Dec	80	0.938	0.063	0.000	0.000	80	1.000	0.000	80	1.000	0.000	0.000
Kurobe96	40	0.938	0.063	0.000	0.000	40	0.963	0.038	40	0.988	0.013	0.000

Appendix. Continued.

	*bHEX**			*IDDH-2**				*mIDHP-1**			
Population	N	100	15	N	100	125	10	N	100	60	85
Teshio05	40	0.775	0.225	40	1.000	0.000	0.000	40	0.938	0.063	0.000
Chitose97-Sep	80	0.863	0.138	80	1.000	0.000	0.000	80	0.913	0.075	0.013
Chitose97-Oct	80	0.819	0.181	80	0.994	0.006	0.000	80	0.938	0.056	0.006
Chitose97-Nov	80	0.850	0.150	80	0.994	0.000	0.006	80	0.950	0.050	0.000
Toshibetsu90	78	0.878	0.122	78	0.968	0.000	0.032	79	0.968	0.025	0.006
Assabu90	79	0.848	0.152	76	0.954	0.013	0.033	78	0.942	0.058	0.000
Shibetsu03	80	0.944	0.056	48	0.958	0.010	0.031	80	0.775	0.225	0.000
Nishibetsu97-Sep	80	0.950	0.050	80	0.981	0.000	0.019	80	0.725	0.275	0.000
Nishibetsu97-Nov	80	0.938	0.063	80	0.956	0.006	0.038	80	0.831	0.169	0.000
Ichani05	40	0.950	0.050	40	0.975	0.000	0.025	40	0.788	0.213	0.000
Tokushibetsu97-Sep	80	0.925	0.075	79	0.994	0.000	0.006	80	0.806	0.194	0.000
Tokushibetsu97-Nov	40	0.875	0.125	40	1.000	0.000	0.000	40	0.800	0.200	0.000
Yubetsu92	78	0.917	0.083	40	1.000	0.000	0.000	80	0.838	0.163	0.000
Shokotsu92	80	0.875	0.125	79	0.981	0.000	0.019	79	0.899	0.101	0.000
Abashiri98	80	0.906	0.094	80	0.981	0.000	0.019	80	0.831	0.169	0.000
Shari01-Oct	78	0.955	0.045	38	0.934	0.000	0.066	38	0.789	0.211	0.000
Shari01-Nov	40	0.950	0.050	40	0.938	0.000	0.063	40	0.875	0.125	0.000
Kushiro98	80	0.825	0.175	79	0.994	0.000	0.006	80	0.831	0.169	0.000
Tokachi97-Sep	80	0.844	0.156	80	0.981	0.006	0.013	80	0.919	0.081	0.000
Tokachi97-Nov	80	0.863	0.138	80	0.981	0.006	0.013	80	0.881	0.119	0.000
Shikyu91	80	0.725	0.275	80	0.981	0.006	0.013	80	0.850	0.150	0.000
Shizunai91	80	0.881	0.119	80	0.988	0.006	0.006	80	0.900	0.088	0.013
Yurappu97-Sep	80	0.919	0.081	80	0.988	0.000	0.013	80	0.750	0.250	0.000
Yurappu97-Oct	80	0.938	0.063	80	0.981	0.000	0.019	80	0.919	0.081	0.000
Yurappu97-Nov	80	0.906	0.094	80	0.981	0.013	0.006	80	0.931	0.069	0.000
Akka95	80	0.906	0.094	80	0.944	0.050	0.006	80	0.994	0.006	0.000
Hei96	45	0.844	0.156	45	0.967	0.022	0.011	45	0.811	0.189	0.000
Orikasa96	80	0.825	0.175	80	0.981	0.013	0.006	80	0.950	0.050	0.000
Katagishi95	79	0.753	0.247	79	0.975	0.025	0.000	79	0.987	0.013	0.000
Naruse95	80	0.875	0.125	80	0.956	0.044	0.000	80	0.956	0.044	0.000
Koizumi96	80	0.694	0.306	80	0.981	0.019	0.000	80	0.956	0.044	0.000
Gakko97-Oct	40	0.663	0.338	40	1.000	0.000	0.000	40	0.938	0.025	0.038
Gakko97-Dec	46	0.794	0.207	46	0.978	0.022	0.000	46	0.902	0.098	0.000
Gakko00-Dec	80	0.863	0.138	79	0.949	0.032	0.019	80	0.869	0.131	0.000
Kurobe96	40	0.925	0.075	40	0.988	0.013	0.000	40	0.963	0.038	0.000

Appendix. Continued.

	*LDH-A1**			*sMDH-A1**				*mMEP-2**		
Population	N	100	130	110	N	100	200	57	N	100	120
Teshio05	40	0.850	0.150	0.000	40	0.813	0.188	0.000	40	0.925	0.075
Chitose97-Sep	80	0.831	0.169	0.000	80	0.838	0.163	0.000	80	0.888	0.113
Chitose97-Oct	80	0.850	0.150	0.000	80	0.875	0.125	0.000	80	0.906	0.094
Chitose97-Nov	80	0.869	0.131	0.000	80	0.850	0.150	0.000	80	0.938	0.063
Toshibetsu90	79	0.873	0.127	0.000	80	0.850	0.150	0.000	57.5	0.887	0.113
Assabu90	79	0.867	0.133	0.000	77	0.935	0.065	0.000	79	0.861	0.139
Shibetsu03	80	0.875	0.125	0.000	80	0.906	0.094	0.000	80	0.888	0.113
Nishibetsu97-Sep	80	0.825	0.175	0.000	80	0.931	0.069	0.000	80	0.813	0.188
Nishibetsu97-Nov	80	0.800	0.200	0.000	80	0.913	0.088	0.000	80	0.844	0.156
Ichani05	40	0.825	0.175	0.000	40	0.925	0.075	0.000	40	0.850	0.150
Tokushibetsu97-Sep	79	0.880	0.120	0.000	80	0.938	0.063	0.000	80	0.800	0.200
Tokushibetsu97-Nov	40	0.788	0.213	0.000	40	0.925	0.075	0.000	40	0.888	0.113
Yubetsu92	80	0.863	0.138	0.000	80	0.950	0.050	0.000	80	0.794	0.206
Shokotsu92	80	0.800	0.200	0.000	80	0.894	0.106	0.000	80	0.863	0.138
Abashiri98	80	0.706	0.294	0.000	80	0.869	0.131	0.000	80	0.869	0.131
Shari01-Oct	38	0.776	0.224	0.000	38	0.895	0.105	0.000	38	0.895	0.105
Shari01-Nov	40	0.775	0.225	0.000	40	0.863	0.138	0.000	40	0.925	0.075
Kushiro98	80	0.913	0.088	0.000	80	0.931	0.069	0.000	80	0.906	0.094
Tokachi97-Sep	80	0.775	0.225	0.000	80	0.913	0.088	0.000	80	0.888	0.113
Tokachi97-Nov	80	0.856	0.144	0.000	80	0.906	0.094	0.000	80	0.894	0.106
Shikyu91	80	0.875	0.125	0.000	80	0.875	0.125	0.000	80	0.875	0.125
Shizunai91	80	0.838	0.163	0.000	80	0.875	0.125	0.000	80	0.894	0.106
Yurappu97-Sep	80	0.819	0.181	0.000	80	0.875	0.125	0.000	80	0.881	0.119
Yurappu97-Oct	80	0.875	0.125	0.000	80	0.869	0.131	0.000	80	0.881	0.119
Yurappu97-Nov	80	0.769	0.231	0.000	80	0.794	0.206	0.000	80	0.950	0.050
Akka95	80	0.763	0.238	0.000	80	0.938	0.063	0.000	80	0.919	0.081
Hei96	45	0.844	0.156	0.000	45	0.933	0.067	0.000	45	0.889	0.111
Orikasa96	80	0.806	0.194	0.000	80	0.888	0.113	0.000	80	0.950	0.050
Katagishi95	79	0.810	0.190	0.000	79	0.861	0.139	0.000	79	0.930	0.070
Naruse95	80	0.794	0.206	0.000	80	0.863	0.138	0.000	80	0.919	0.081
Koizumi96	80	0.831	0.169	0.000	80	0.819	0.181	0.000	80	0.925	0.075
Gakko97-Oct	40	0.875	0.125	0.000	40	0.888	0.113	0.000	40	0.900	0.100
Gakko97-Dec	46	0.880	0.120	0.000	46	0.772	0.228	0.000	46	0.957	0.043
Gakko00-Dec	80	0.925	0.075	0.000	80	0.775	0.225	0.000	80	0.938	0.063
Kurobe96	40	0.863	0.138	0.000	40	0.763	0.238	0.000	40	0.850	0.150

Appendix. Continued.

Population	*sMEP-1**			*MPI**				
	N	100	90	N	100	94	110	80
Teshio05	40	0.988	0.013	40	0.950	0.050	0.000	0.000
Chitose97-Sep	80	0.981	0.019	80	0.975	0.025	0.000	0.000
Chitose97-Oct	80	0.994	0.006	80	0.994	0.006	0.000	0.000
Chitose97-Nov	80	0.981	0.019	80	0.963	0.038	0.000	0.000
Toshibetsu90	79	0.956	0.044	80	0.981	0.019	0.000	0.000
Assabu90	79	1.000	0.000	79	0.924	0.076	0.000	0.000
Shibetsu03	80	0.988	0.013	80	0.981	0.019	0.000	0.000
Nishibetsu97-Sep	80	0.988	0.013	80	0.963	0.038	0.000	0.000
Nishibetsu97-Nov	80	0.994	0.006	80	0.988	0.013	0.000	0.000
Ichani05	40	0.988	0.013	40	0.975	0.025	0.000	0.000
Tokushibetsu97-Sep	80	0.994	0.006	80	0.956	0.044	0.000	0.000
Tokushibetsu97-Nov	40	1.000	0.000	40	0.950	0.050	0.000	0.000
Yubetsu92	80	0.963	0.038	80	1.000	0.000	0.000	0.000
Shokotsu92	80	0.988	0.013	79	0.994	0.006	0.000	0.000
Abashiri98	80	0.981	0.019	80	0.963	0.038	0.000	0.000
Shari01-Oct	38	0.987	0.013	38	0.974	0.026	0.000	0.000
Shari01-Nov	40	0.988	0.013	40	0.975	0.025	0.000	0.000
Kushiro98	77.5	1.000	0.000	80	0.944	0.056	0.000	0.000
Tokachi97-Sep	80	1.000	0.000	80	0.944	0.056	0.000	0.000
Tokachi97-Nov	80	0.956	0.044	79	0.930	0.070	0.000	0.000
Shikyu91	80	0.963	0.038	80	1.000	0.000	0.000	0.000
Shizunai91	80	1.000	0.000	80	0.950	0.050	0.000	0.000
Yurappu97-Sep	80	0.988	0.013	80	0.988	0.013	0.000	0.000
Yurappu97-Oct	80	1.000	0.000	80	0.950	0.050	0.000	0.000
Yurappu97-Nov	80	1.000	0.000	80	0.919	0.081	0.000	0.000
Akka95	80	0.975	0.025	80	0.950	0.050	0.000	0.000
Hei96	45	1.000	0.000	45	0.978	0.022	0.000	0.000
Orikasa96	80	0.994	0.006	80	0.975	0.025	0.000	0.000
Katagishi95	79	0.930	0.070	79	0.911	0.089	0.000	0.000
Naruse95	80	0.988	0.013	80	0.938	0.063	0.000	0.000
Koizumi96	80	0.906	0.094	80	0.963	0.038	0.000	0.000
Gakko97-Oct	39.5	1.000	0.000	40	0.950	0.050	0.000	0.000
Gakko97-Dec	46	0.967	0.033	46	0.891	0.109	0.000	0.000
Gakko00-Dec	80	0.925	0.075	80	0.881	0.119	0.000	0.000
Kurobe96	40	0.963	0.038	40	0.975	0.025	0.000	0.000

Appendix. Continued.

	*PEPB-1**					*PEPLT**				
Population	N	-100	-146	-126	-127	-72	N	100	85	70	115
Teshio05	40	0.663	0.050	0.288	0.000	0.000	40	0.963	0.025	0.000	0.013
Chitose97-Sep	80	0.613	0.013	0.356	0.019	0.000	80	0.931	0.031	0.000	0.038
Chitose97-Oct	80	0.563	0.006	0.400	0.031	0.000	80	0.875	0.075	0.000	0.050
Chitose97-Nov	80	0.631	0.031	0.338	0.000	0.000	80	0.900	0.069	0.000	0.031
Toshibetsu90	79	0.696	0.000	0.291	0.013	0.000	80	0.850	0.088	0.000	0.063
Assabu90	78	0.718	0.019	0.263	0.000	0.000	79	0.930	0.057	0.013	0.000
Shibetsu03	80	0.756	0.000	0.238	0.006	0.000	80	0.913	0.031	0.000	0.056
Nishibetsu97-Sep	80	0.831	0.006	0.163	0.000	0.000	80	0.963	0.019	0.019	0.000
Nishibetsu97-Nov	80	0.825	0.000	0.169	0.006	0.000	80	0.975	0.006	0.000	0.019
Ichani05	40	0.863	0.000	0.125	0.013	0.000	40	0.938	0.050	0.000	0.013
Tokushibetsu97-Sep	80	0.700	0.019	0.281	0.000	0.000	80	0.938	0.050	0.000	0.013
Tokushibetsu97-Nov	40	0.738	0.013	0.250	0.000	0.000	40	0.950	0.038	0.000	0.013
Yubetsu92	78	0.744	0.000	0.244	0.013	0.000	80	0.975	0.019	0.000	0.006
Shokotsu92	79	0.753	0.006	0.234	0.006	0.000	80	0.869	0.100	0.000	0.031
Abashiri98	80	0.831	0.013	0.150	0.006	0.000	80	0.913	0.063	0.000	0.025
Shari01-Oct	38	0.855	0.000	0.145	0.000	0.000	38	0.895	0.066	0.000	0.039
Shari01-Nov	40	0.750	0.013	0.238	0.000	0.000	40	0.900	0.063	0.000	0.038
Kushiro98	80	0.838	0.000	0.156	0.006	0.000	80	0.906	0.019	0.000	0.075
Tokachi97-Sep	80	0.750	0.131	0.119	0.000	0.000	80	0.931	0.038	0.019	0.013
Tokachi97-Nov	80	0.794	0.000	0.206	0.000	0.000	80	0.913	0.031	0.000	0.056
Shikyu91	80	0.806	0.019	0.175	0.000	0.000	80	0.931	0.019	0.006	0.044
Shizunai91	79	0.766	0.032	0.190	0.013	0.000	80	0.931	0.050	0.000	0.019
Yurappu97-Sep	80	0.788	0.006	0.206	0.000	0.000	80	0.913	0.063	0.000	0.025
Yurappu97-Oct	80	0.813	0.025	0.163	0.000	0.000	80	0.888	0.088	0.000	0.025
Yurappu97-Nov	80	0.713	0.019	0.263	0.006	0.000	80	0.863	0.138	0.000	0.000
Akka95	80	0.700	0.000	0.300	0.000	0.000	80	0.806	0.181	0.000	0.013
Hei96	45	0.767	0.011	0.222	0.000	0.000	45	0.933	0.067	0.000	0.000
Orikasa96	80	0.663	0.000	0.338	0.000	0.000	80	0.869	0.119	0.000	0.013
Katagishi95	79	0.671	0.000	0.329	0.000	0.000	79	0.835	0.165	0.000	0.000
Naruse95	80	0.694	0.006	0.300	0.000	0.000	80	0.819	0.181	0.000	0.000
Koizumi96	80	0.625	0.200	0.175	0.000	0.000	80	0.831	0.169	0.000	0.000
Gakko97-Oct	40	0.675	0.025	0.288	0.013	0.000	40	0.888	0.075	0.000	0.038
Gakko97-Dec	46	0.815	0.000	0.185	0.000	0.000	46	0.826	0.152	0.011	0.011
Gakko00-Dec	80	0.681	0.000	0.319	0.000	0.000	79	0.854	0.120	0.019	0.006
Kurobe96	40	0.650	0.050	0.288	0.013	0.000	40	0.925	0.075	0.000	0.000

Appendix. Continued.

		*PGDH**				
Population	N	100	88	106	95	84
Teshio05	40	0.975	0.025	0.000	0.000	0.000
Chitose97-Sep	80	0.950	0.025	0.025	0.000	0.000
Chitose97-Oct	80	0.938	0.056	0.006	0.000	0.000
Chitose97-Nov	80	0.938	0.050	0.013	0.000	0.000
Toshibetsu90	80	0.931	0.038	0.031	0.000	0.000
Assabu90	79	0.981	0.013	0.006	0.000	0.000
Shibetsu03	80	0.994	0.006	0.000	0.000	0.000
Nishibetsu97-Sep	80	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Nishibetsu97-Nov	80	0.994	0.006	0.000	0.000	0.000
Ichani05	40	0.988	0.013	0.000	0.000	0.000
Tokushibetsu97-Sep	80	0.975	0.025	0.000	0.000	0.000
Tokushibetsu97-Nov	40	0.963	0.038	0.000	0.000	0.000
Yubetsu92	80	0.975	0.019	0.006	0.000	0.000
Shokotsu92	80	0.969	0.031	0.000	0.000	0.000
Abashiri98	80	0.988	0.013	0.000	0.000	0.000
Shari01-Oct	38	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Shari01-Nov	40	0.988	0.013	0.000	0.000	0.000
Kushiro98	80	0.994	0.006	0.000	0.000	0.000
Tokachi97-Sep	80	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Tokachi97-Nov	80	0.994	0.006	0.000	0.000	0.000
Shikyu91	80	0.988	0.013	0.000	0.000	0.000
Shizunai91	80	0.975	0.025	0.000	0.000	0.000
Yurappu97-Sep	80	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Yurappu97-Oct	80	0.988	0.006	0.006	0.000	0.000
Yurappu97-Nov	80	0.963	0.038	0.000	0.000	0.000
Akka95	80	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Hei96	45	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Orikasa96	80	0.988	0.013	0.000	0.000	0.000
Katagishi95	79	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Naruse95	80	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Koizumi96	80	0.994	0.006	0.000	0.000	0.000
Gakko97-Oct	40	0.963	0.025	0.013	0.000	0.000
Gakko97-Dec	46	0.989	0.011	0.000	0.000	0.000
Gakko00-Dec	80	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Kurobe96	40	0.963	0.038	0.000	0.000	0.000

水研センター研報，第39号，49－84，平成27年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 39, 49-84, 2015

日本系サケ地域個体群におけるふ化放流の現状

髙橋 昌也[*1*2]

Status of hatchery production of chum salmon populations in Japan

Masaya TAKAHASHI[*1*2]

Abstract: This review paper compared trends of artificial enhancement activities (timing of spawning operations, effective population size, timing of fry releases and body size of released fry) among seven regional populations of chum salmon (Okhotsk, Hokkaido Sea of Japan, Nemuro, East Hokkaido Pacific, West Hokkaido Pacific, Honshu Pacific, and Honshu Sea of Japan) in northern Japan. Seasonal changes of coastal sea surface temperature (SST) in each region were also compared. In 2010, a total of 246 chum salmon hatcheries was operated in northern Japan, and the mean number of fry releases per facility was 7,527 thousand fish. Relatively small hatcheries were abundant in the west Hokkaido Pacific and Honshu Sea of Japan regions. The timing of taking eggs peaked in late October for the Okhotsk and east Hokkaido Pacific populations, and late November for the Honshu Pacific population. The recent effective population size (*Ne*) exceeded 10,000 adults/year in five river populations (Tokushibetsu, Ishikari, Nishibetsu, Tokachi, and Yurappu) representing each regional population in Hokkaido. Patterns of coastal SST changes during juvenile salmon migration varied among regions: SST increased faster in the Sea of Japan regions than in the Pacific regions. The peak of fry releases was almost stable in late March for the Honshu Sea of Japan population, and in late May for the Okhotsk population, but it fluctuated in other regional populations. The mean body size of released fry increased in three regional populations (Okhotsk, Hokkaido Sea of Japan, and East Hokkaido Pacific), but did not change in other regional populations since 1990s. Future issues to maintain Japanese chum salmon populations are: 1) well understanding the features of each regional population, 2) conserving the diversity of each population, and 3) identifying the best timing of fry releases and their body size in each population to maximize their survival in the ocean.

Key words: artificial enhancement, egg reservation, coastal sea surface temperature, chum salmon, fry release, body size

日本におけるサケ（*Oncorhynchus keta*）の人工ふ化は，1876年に茨城県の那珂川において試みられたのが最初とされており，1888年には北海道の石狩川水系千歳川に「千歳中央ふ化場」が開設され，漁業資源の造成を目的とした本格的な人工ふ化放流事業が始まった（北海道さけ・ますふ化放流事業百年史編さん委員会，1988）。それ以降，サケの人工ふ化放流は北日本の各地で盛んに行われるようになった。

水産資源の変動は，1）加入，2）成長，3）自然死亡及び4）漁業の4つの要素によって決定される

2014年11月14日受理（Received on November 14, 2014）

*1 独立行政法人水産総合研究センター北海道区水産研究所 〒062-0922 札幌市豊平区中の島2条2丁目（Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan）
*2 現所属：水産庁増殖推進部研究指導課 〒100-8907 東京都千代田区霞が関1-2-1（Fisheries Agency of Japan, 1-2-1 Kasumigaseki, Chiyoda-ku, Tokyo 100-8907, Japan）

(Russell, 1931)。加入と成長から自然死亡を差し引いたものを自然増加と呼ぶが，自然増加分だけを漁獲している状態であれば，資源量には変化が生じないことになり，資源の維持と漁業生産の両立が可能となる（田中, 1969)。人工ふ化放流は水域に人工的に生産した受精卵や仔稚魚を放流し，加入を直接的に増やすことにより，漁業生産量の増加を図る試みである。

我が国のサケ資源は，1960年代までは300万～500万尾と低い水準で推移していたが，ふ化放流施設整備の推進や新しい放流技術の導入等によって，1970年代に入り増加傾向に転じた（小林, 2009)。1970年代初頭は全国で６億尾程度であったサケ稚魚の放流数も，施設の整備に伴って急激に増加し，1970年代半ばでは約11億尾に倍増し，1980年代の始めには約20億尾に達した。現在，我が国には251水系に246箇所のふ化施設が存在し，約18億尾のサケ稚魚が放流されている（水産総合研究センターさけますセンター，2010)。我が国に回帰するサケ資源は，この人工ふ化放流が大きく貢献しており（久保, 1988)，資源を持続的に利用していくためには人工ふ化放流の継続が不可欠である。

一方，人工ふ化放流は，サケの生活史初期を人為的なコントロール下に置くことにより，生態的・遺伝的な多様性が失われる危険性がある。サケは自分の受精時期とほぼ同じ時期に回帰・産卵する性質を持つことから（高橋, 2009; 高橋, 2013)，採卵・受精の時期を調整することで人間の都合の良い時期に回帰させることが出来ると考えられている。そのため，採卵数の少ない地域に種卵を補填するための移殖や，回帰時期を考慮した採卵時期の調整等，産業ニーズに応えるための人為的なコントロールが行われてきた（久保, 1988)。しかし，人為的コントロールが無秩序に行われれば，本来その河川や地域の個体群が有していた特性が失われてしまう可能性がある。例えば，北海道においては，人為的に採卵時期をコントロールしてきた影響で，そ上産卵の時期が本来その河川の産卵群の持つ時期とかけ離れた例も報告されている（真山, 1986)。

また，親魚当たりの卵の数に対して精子の数ははるかに多いため，人工受精において作業の効率化が優先されると，卵を採取した雌親魚の数に対し，精子を採取する雄親魚の数が少なくなることがある。繁殖に参加する親の性比が偏ると，自然状態におけるランダムな交配に比べて大きな遺伝的浮動が起こり，遺伝的多様性が損なわれてしまう（Hartl, 1981)。このように，人工ふ化放流は，漁業資源の造成には大きな効果をもたらす反面，人為的なコントロールが無秩序に行われると，生物多様性が損失する恐れもある。

我が国には，７つのサケ地域個体群（オホーツク，北海道日本海，根室，えりも以東，えりも以西，本州太平洋及び本州日本海）が存在することが1990年代以後に明らかになった（Beacham *et al.*, 2008; 佐藤・浦和, 2015)。これらの個体群は，生息環境に適応しながら獲得してきた地域特性（例えば，降海時期，成長の様式，産卵の時期，成熟年齢など）を有していると考えられる。人工ふ化放流の現場においては，これら地域個体群の特性について十分理解を深め，前述したような人工ふ化放流の持つ危険性を踏まえて，地域個体群の保全に十分配慮すると共に，それぞれの特性を活かした技術の高度化を図っていくことが重要である。

本稿では，人工ふ化放流事業の実施体制（増殖河川，ふ化施設の数や放流数など)，採卵数の時期別割合，集団の有効な大きさ，稚魚放流時期の沿岸水温，稚魚放流数の時期別割合及び放流サイズの動向について，７つの地域個体群毎にその特徴を取りまとめた。

材料と方法

地域区分　我が国には７つのサケ地域個体群が存在することが各種の遺伝分析で示されているが(Beacham *et al.*, 2008; 佐藤・浦和, 2015)，地理的な区域分けは明確には定義されていない。しかしながら，従来から用いられている７つの海域（例えば，水産総合研究センターさけますセンター，2010）と遺伝分析による地域個体群の分布域が概ね符合することから，本項においては，水産総合研究センターさけますセンター（2010）に従い，それぞれの分布域を次のとおり定めた（Fig. 1)。

- オホーツク：北海道の知床岬から宗谷岬に至る間のオホーツク海沿岸
- 北海道日本海：北海道の宗谷岬から白神岬に至る間の日本海沿岸
- 根室：北海道の知床岬から納沙布岬に至る間の根室海峡沿岸
- えりも以東：北海道の納沙布岬から襟裳岬に至る間の太平洋沿岸
- えりも以西：北海道の襟裳岬から白神岬に至る間の太平洋沿岸
- 本州太平洋：青森県の竜飛岬から茨城県と千葉県の県境に至る間の太平洋沿岸
- 本州日本海：青森県の竜飛岬から石川県と福井県の県境に至る間の日本海沿岸

人工ふ化放流の実施体制　地域個体群毎に，2010年の放流計画（水産総合研究センターさけますセンター，2010）に記載されているサケ親魚捕獲水系数，サケ稚

Fig. 1. Map showing boundaries of seven regions in northern Japan, and locationsof stations where the coastal seawater surface temperature (SST) was recorded (closed circles).

魚放流水系数およびサケ人工ふ化放流を実施しているふ化施設数（中間育成施設を除く）及びふ化放流の実施主体について取りまとめた。2010年における地域個体群別の放流数はSasaki and Takahashi（2011）より引用した。

採卵時期　各地域個体群における時期別の人工ふ化用の採卵（受精卵）数について，1989年級から2010年級までのデータを用い，便宜的に年級を1989～1990年級（1980年代後半），1991～1995年級（1990年代前半），1996～2000年級（1990年代後半），2001～2005年級（2000年代前半）及び2006～2010（2000年代後半）年級の5つに区切り，それぞれの区分の平均を用いて時期別の採卵割合を算出した。なお，本州太平洋地域においては1995年級まで，本州日本海地域においては1996年級まで北海道から種卵が移殖されているが，今回はその数を含めて算出した。

集団の有効な大きさ　北海道では，遺伝解析により5地域個体群の存在が明らかになった1990年代より，5河川（オホーツク：徳志別川，北海道日本海：石狩川，根室：西別川，えりも以東：十勝川，えりも以西：

遊楽部川）で地域個体群の保全を目的としたふ化放流を北海道区水産研究所が実施している。これらの河川では，遺伝的な固有性と多様性を維持するため，ふ化放流を行う際に，他河川由来の種卵を移入せず，親魚の人為選抜を行わず，かつ漁獲対象となりにくい時期も含めた産卵時期全体を網羅する形で採卵が行われている。さらに，採卵の際に用いる親魚の集団の有効な大きさ（*Ne*, Wright, 1931）を十分確保するため，雌親魚の使用数に応じた雄親魚の使用割合を定めて人工受精が実施されている（さけ・ます資源管理センター，1999）。

繁殖に参加する雌雄の個体数が明確な場合，*Ne*は以下の式で算出される。

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{\left(N_m+N_f\right)}$$

ここでN_m及びN_fはそれぞれ雄及び雌の使用親魚数である。

北海道の５地域個体群については，各捕獲河川にそ上した親魚の数と，その中から採卵に用いられた雌雄親魚の数が詳細に記録されている。そのうち1989年から2010年まで，北海道区水産研究所が遺伝的多様性の保全を目的とした放流を行なっている河川における*Ne*，及びそれ以外の河川における*Ne*の最大，最小及び平均をそれぞれ地域個体群毎に算出し，経年変化を観察した。なお，本州太平洋及び本州日本海については，使用親魚数のデータがほとんど存在しないため，解析を行うことが出来なかった。

稚魚放流時期の沿岸水温　各地域個体群の分布域沿岸23地点（Fig. 1）において観測した春季の沿岸水温の特性についてまとめた。北海道における沿岸水温は，15の観測地点（オホーツク：枝幸，常呂及び斜里，北海道日本海：遠別，厚田及び瀬棚，根室：羅臼，標津，別海及び根室，えりも以東：昆布森及び広尾，えりも以西：静内，白老及び八雲）における海面下３m層の水温連続観測データを使用した。当該データは旧水産庁北海道さけ・ますふ化場（その後水産庁さけ・ます資源管理センター，独立行政法人さけ・ます資源管理センター，独立行政法人水産総合研究センターさけますセンターと改組され，現在は北海道区水産研究所に統合）が1994年から観測を開始し，1995年から2006年までのデータについては，Salmon Database「初期生活史データ編」の春期表層水温としてまとめられ発行されている。また，Salmon Databaseのデータも含めた1994年以降の観測データは北海道区水産研究所のWebサイトにおいて公表されている（http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/db/sst.htm）。

本州太平洋においては，青森県尻労地先における1994年から2010年までの水温データ（青森県水産試験場，1993-2002; 青森県水産総合研究センター，2002-2009; 青森県産業技術センター水産総合研究所，2009-2010），岩手県野田湾及び広田湾における1995年から2010年までの水温データ（定置水温：http://www.suigi.pref.iwate.jp/teichi，岩手県水産技術センター，2011年３月１日），茨城県那珂湊地先における2009年から2010年までの水温データ（沿岸水温情報那珂湊定置水温月別水温値：http://www18.ocn.ne.jp/~gyomusen/wt/wtsuion.htm，茨城県水産試験場，2011年３月１日）を用いた。本州日本海においては，青森県鰺ヶ沢地先における1989年から2010年までの水温データ（青森県水産試験場，1990, 1993, 1993-2002; 青森県水産総合研究センター，2002-2009; 青森県産業技術センター水産総合研究所，2009-2010），秋田県男鹿地先における2000年から2010年までの水温データ（きょうの海水温　平成12年１月～平成23年２月18日まで：http://www.pref.akita.lg.jp/www/contents/1186019082794/files/suion.pdf，秋田県水産振興センター，2011年３月17日），山形県加茂港における2001年から2008年までの水温データ（山形県水産試験場，2003-2010），富山県氷見市地先における1998年から2010年までの水温データ（富山県水産情報システム海峡情報　地先の水温：http://www.fish.pref.toyama.jp/TSWKCKI_KN.aspx，富山県，2011年３月17日）を用いた。

サケ稚魚の放流に当たっては，1970年代後半から，放流を始めるタイミングを沿岸水温が５℃前後となる時期，終えるタイミングを沿岸水温が８～10℃となる時期とおいた「適期放流」という概念が導入され（北海道さけ・ますふ化場, 1976; 小林, 1977），その後，沿岸水温が５℃となる時期以降に体重１g以上で放流することを基本とし，沿岸水温が13℃に達する時期までに体重３gに成長することが可能な時期及び放流サイズを想定した「適期・適サイズ放流」という概念に発展した（野川, 1992; 北海道さけ・ますふ化場, 1996）。現在，人工ふ化放流施設では，この「適期・適サイズ放流」の概念に基づいた放流が実施されている。また，1980年代以降，沿岸域におけるサケ稚魚の生態に関する調査研究が精力的に行われてきた結果，サケ稚魚が主に分布する水温帯，すなわちサケ稚魚の生息に適した水温帯が８～13℃の間であることが示唆されている（入江, 1990; 永田ら, 2006; Miyakoshi *et al.*, 2007）。これらのことから，観測地点毎に，水温が５，８，10及び13℃に達するおおよその時期を推定した。推定に

当たっては，Salmon Database「初期生活史データ編」で用いられている方法に従い，各観測地点の観測開始年から2010年までに行われた観測の平均値を日別に求め，水温時系列のトレンドを周期365日の正弦曲線としてLevenberg-Marquardt法で残差を最小化し，次式により求めた。

$$T = A + B \sin\left(2\pi \frac{D+C}{365}\right)$$

ここで，Dは3月1日0時を0とした経過日数，Tはその時の水温（℃），Aは年間平均水温（℃），Bは年間の最高水温と最低水温の差の1/2（℃），Cはsin0とD=0の位相差（日数）を表す。なお，北海道においては，2007年以降，秋期にも同じ観測地点において連続観測が行われている。秋期の水温が得られている場合は，それも加えてトレンドを算出した。また，本州太平洋の尻労，本州日本海の鰺ヶ沢及び加茂港は日別ではなく半旬もしくは旬毎の観測値であったので，トレンドの算出は旬の値を当該旬の各日に代入して行った。トレンドから各観測地点における5，8，10及び13℃到達日を推定し，平均値及び標準偏差を算出した。

稚魚の放流時期と放流サイズ　サケの放流時期別の放流数は，北海道の5地域個体群では1989年級から2009年級までが，本州の2地域個体群については1994年級から2008年級までが整理されている。これらのデータを用い，各地域個体群における放流時期別の放流数について，便宜的に年級を1989～1990年級（1980年代後半），1991～1995年級（1990年代前半），1996～2000年級（1990年代後半），2001～2005年級（2000年代前半）及び2006～2009（2000年代後半）年級の5つに区切り，それぞれの区分で平均を算出し，年代別の動向を観察した。さらに，各地域個体群における年級毎の平均放流サイズ（魚体重）を算出し，経年変化の動向を観察した。

結　果

人工ふ化放流の実施体制　日本では，200水系で採卵用サケ親魚の捕獲が行われ，得られた種苗は246箇所のふ化場で飼育され，生産されたサケ稚魚1,851,658,000尾が252河川に放流さている（Table 1）。オホーツクにおいては，17水系でサケ親魚の捕獲採卵が，23水系でサケ稚魚合計232,159,000尾の放流が行われている（Table 1）。サケの人工ふ化放流を実施しているふ化施設（中間育成施設を除く）は21箇所存在し，うち2箇所は北海道区水産研究所の施設（斜里さけます事業所及び徳志別さけます事業所）であり，幌内川から東側に存在する12施設は一般社団法人北見管内さけ･ます増殖事業協会が，それより西側に存在する7施設は一般社団法人宗谷管内さけ･ます増殖事業協会

Table 1. Regional features of chum salmon propagation in Japan in 2010.

Regions	Number of rivers where adult salmon were caught	Number of hatcheries (A)	Number of rivers where salmon fry were released (B)	Number of salmon fry released (in thousand)		
				Total (C)	Mean per hatchery (C/A)	Mean per river (C/B)
Okhosk Sea	17	21	23	232,159	11,055	10,094
Hokkaido Sea of Japan	18	20	38	188,605	9,430	4,963
Nemuro	12	17	19	197,622	11,625	10,401
East Hokkaido Pacific	10	17	19	213,583	12,564	11,241
West Hokkaido Pacific	33	33	43	206,241	6,250	4,796
Honshu Pacific	63	79	60	654,796	8,289	10,913
Honshu Sea of Japan	47	59	50	158,652	2,689	3,173
Total	200	246	252	1,851,658	7,527	7,348

が運営している（Fig. 2）。ふ化施設当たりの平均放流数は11,055,000尾である

北海道日本海においては，18水系でサケ親魚の捕獲採卵が，38水系でサケ稚魚188,605,000尾の放流が行われている（Table 1）。サケの人工ふ化放流を実施しているふ化施設（中間育成施設を除く）は20箇所存在し，うち２箇所は北海道区水産研究所の施設（天塩さけます事業所及び千歳さけます事業所），１箇所は北海道総合研究機構さけます・内水面試験場の施設（道北支場：2011年３月末で廃止）であり，利尻島に存在する３施設は一般社団法人宗谷管内さけ・ます増殖事業協会が，天塩川水系及び信砂川に存在する３施設は一般社団法人留萌管内さけ・ます増殖事業協会が，その他の11施設は一般社団法人日本海さけ・ます増殖事業協会がそれぞれ運営している（Fig. 3）。ふ化施設当たりの平均放流数は9,430,000尾である。

根室においては，12水系でサケ親魚の捕獲採卵が，19水系でサケ稚魚197,622,000尾の放流が行われている（Table 1）。サケの人工ふ化放流を実施しているふ化施設（中間育成施設を除く）は17箇所存在し，うち２箇所は北海道区水産研究所の施設（伊茶仁さけます事業所及び虹別さけます事業所）であり，その他の15施設は一般社団法人根室管内さけ・ます増殖事業協会が運営している（Fig. 4）。ふ化施設当たりの平均放流数は11,625,000尾である。

えりも以東においては，10水系でサケ親魚の捕獲採卵が，19水系でサケ稚魚合計213,583,000尾の放流が行われている（Table 1）。サケの人工ふ化放流を実施しているふ化施設（中間育成施設を除く）は17箇所存在し，うち２箇所は北海道区水産研究所の施設（鶴居さけます事業所及び十勝さけます事業所）であり，東側のチャラベツ川（サケの捕獲及び放流は行っていない）

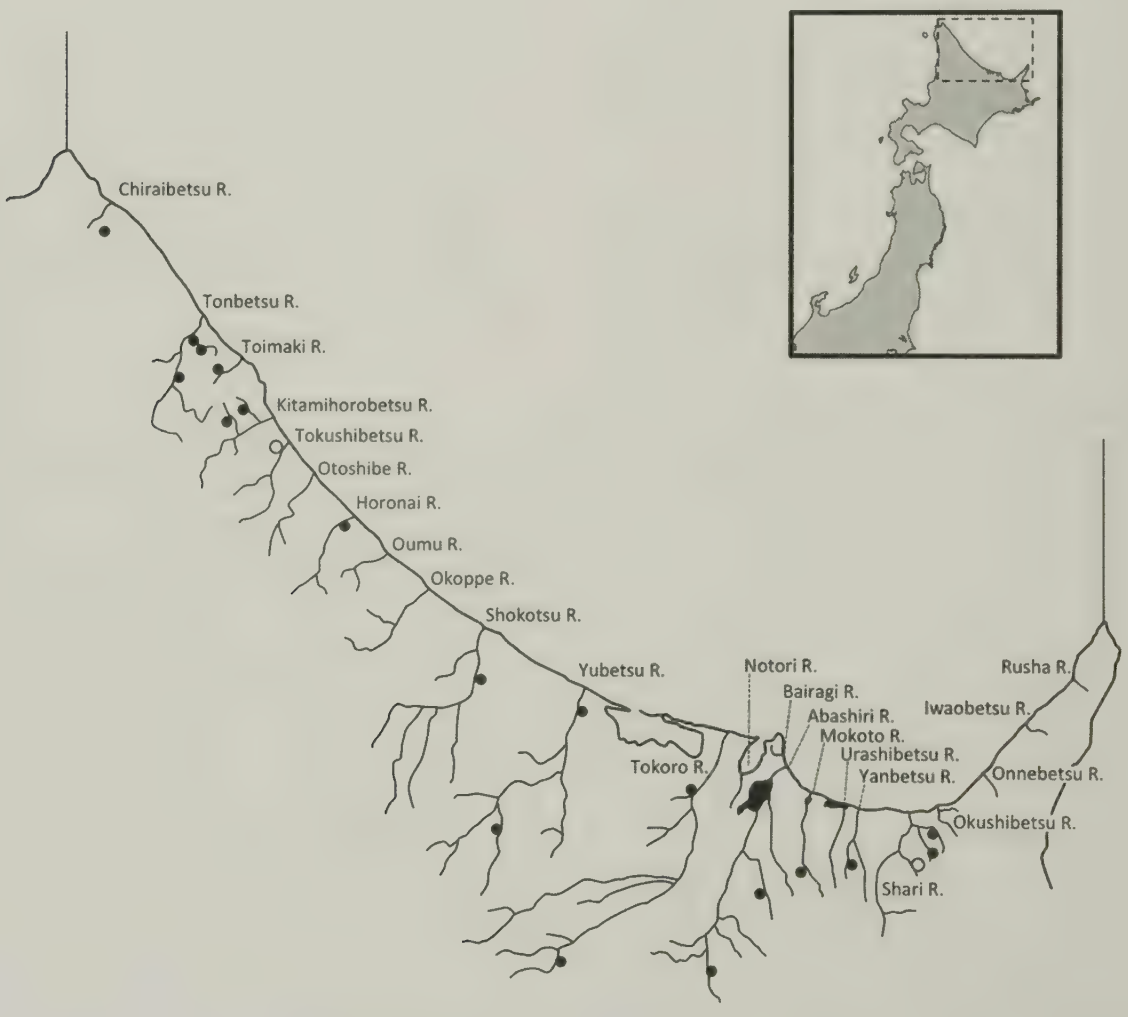


Fig. 2. Locations of hatcheries and rivers where chum salmon fry were released in the Okhotsk region. Opened circles show the hatcheries of FRA (Fisheries Research Agency), and closed circles show the hatcheries of other organizations.

Fig. 3. Locations of hatcheries and rivers where chum salmon fry were released in the Hokkaido Sea of Japan region. Opened circles show the hatcheries of FRA (Fisheries Research Agency), closed triangle show the hatcheries of HRO (Hokkaido Research Organization), and closed circles show the hatcheries of other organizations.

に存在する１施設は一般社団法人根室管内さけ・ます増殖事業協会が，西側の猿留川に存在する１施設は一般社団法人日高管内さけ・ます増殖事業協会が，他の13施設は一般社団法人十勝釧路管内さけます増殖事業協会が運営している（Fig. 5）。ふ化施設当たりの平均放流数は12,564,000尾と最も多い。

Fig. 4. Locations of hatcheries and rivers where chum salmon fry were released in the Nemuro region. Opened circles show the hatcheries of FRA (Fisheries Research Agency), and closed circles show the hatcheries of other organizations.

えりも以西においては，33水系でサケ親魚の捕獲採卵が，43水系でサケ稚魚206,241,000尾の放流が行われている（Table 1）。サケの人工ふ化放流を実施しているふ化施設（中間育成施設を除く）は33箇所存在し，うち2箇所は北海道区水産研究所の施設（静内さけます事業所及び八雲さけます事業所）であり，歌別川から沙流川までの間に存在する8施設は一般社団法人日高管内さけ・ます増殖事業協会が，鵡川から貫気別川までの間に存在する9施設は一般社団法人胆振管内さけ・ます増殖事業協会が，静狩川から福島川までの間に存在する14施設は一般社団法人渡島管内さけ·ます増殖事業協会がそれぞれ運営している（Fig. 6）。ふ化施設当たりの平均放流数は4,796,000尾であり，北海道の他地区と比較し、小規模なふ化施設が多い。

本州太平洋においては，63水系でサケ親魚の捕獲採卵が，60水系でサケ稚魚654,796,000尾の放流が行われ

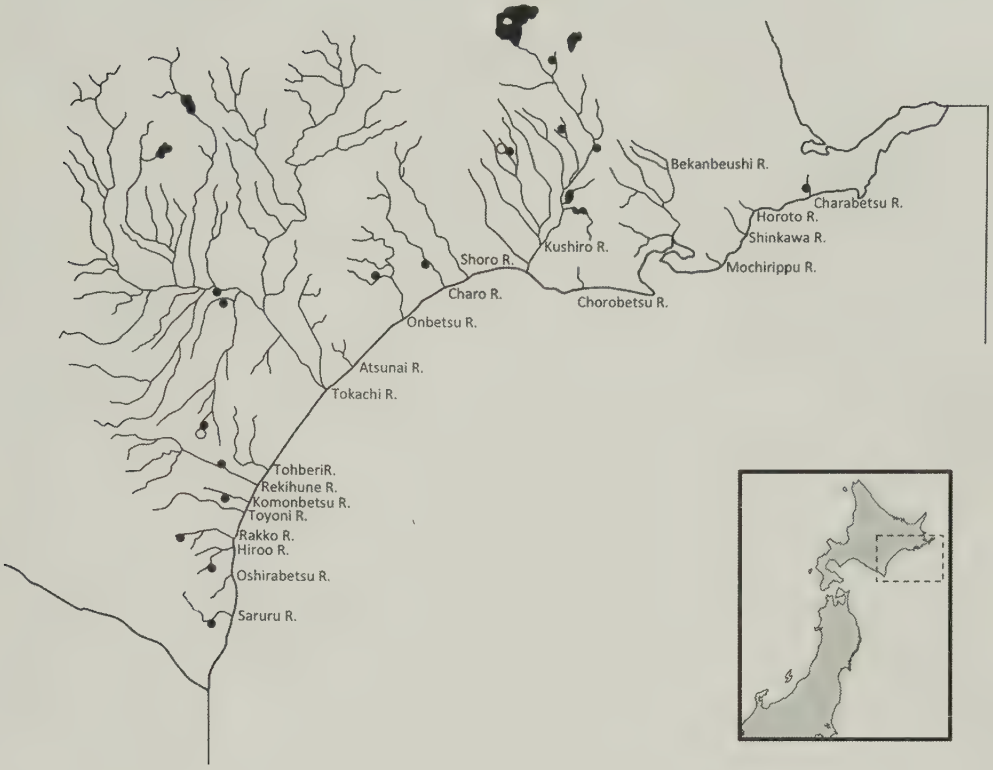


Fig. 5. Locations of hatcheries and rivers where chum salmon fry were released in the East Hokkaido Pacific region. Opened circles show the hatcheries of FRA (Fisheries Research Agency), and closed circles show the hatcheries of other organizations.

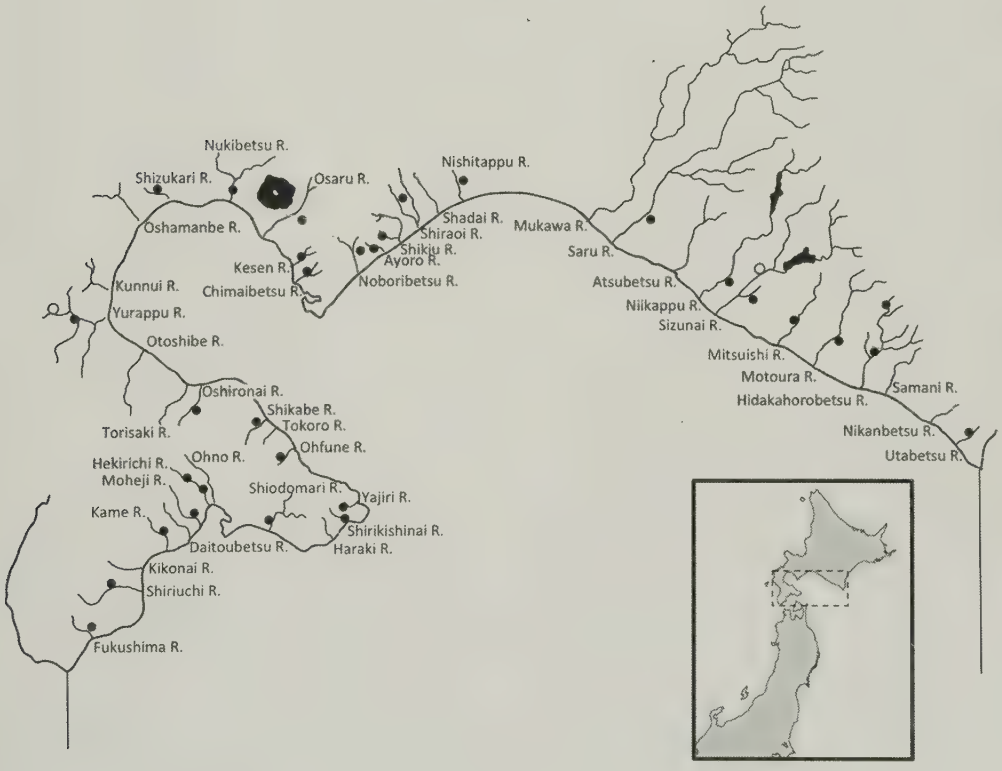


Fig. 6. Locations of hatcheries and rivers where chum salmon fry were released in the West Hokkaido Pacific region. Opened circles show the hatcheries of FRA (Fisheries Research Agency), and closed circles show the hatcheries of other organizations.

Fig. 7a. Locations of hatcheries (closed circles) and rivers where chum salmon fry were released in Aomori Prefecture area of the Honshu Pacific region.

ている（Table 1）。サケの人工ふ化放流を実施しているふ化施設（中間育成施設を除く）は，青森県内に9箇所，岩手県内に41箇所，宮城県内に16箇所，福島県内に10箇所，茨城県内に3箇所の計79箇所存在する（Figs. 7a-e）。ふ化施設当たりの平均放流数は8,289,000尾である。

本州日本海においては，47水系でサケ親魚の捕獲採卵が，50水系でサケ稚魚158,652,000尾の放流が行われている（Table 1）。サケの人工ふ化放流を実施しているふ化施設（中間育成施設を除く）は，青森県内に4箇所，秋田県内に13箇所，山形県内に13箇所，新潟県内に21箇所，富山県内に7箇所，石川県内に1箇所の計59箇所存在する（Figs. 8a-f）。ふ化施設当たりの平均放流数は2,689,000尾と最も少なく，小規模なふ化施設が多い。

採卵時期　各地域個体群における年代毎の採卵数の旬別割合（採卵パターン）をFigs. 9-15に示した。

オホーツクにおいては，すべての年代に共通して，ピークとなる時期が10月下旬となっている（Fig. 9）。1980年代後半から1990年代前半では，10月下旬の割合が20%強程度とやや低く，9月下旬～10月中旬，又は11月下旬の割合がやや高くなっているが，1990年代後半からは10月下旬が25%以上を占める採卵パターンとなりほぼ変わっていない。

北海道日本海においては，ピークとなる採卵時期が

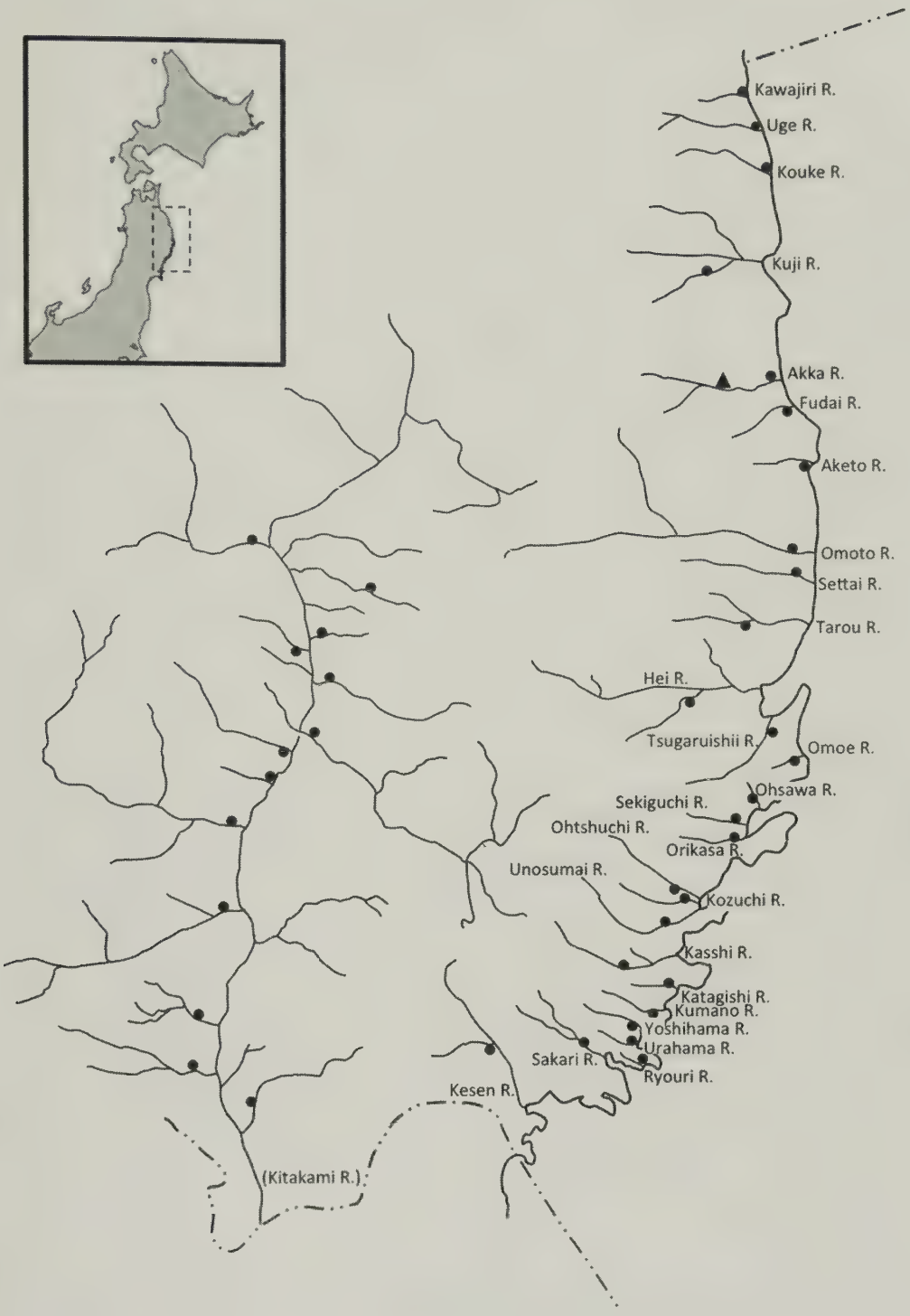


Fig. 7b. Locations of hatcheries and rivers where chum salmon fry were released in Iwate Prefecture area of Honshu Pacific region. Closed triangle shows the prefectural hatchery, and closed circles show the hatcheries of other organizations.

1980年代後半～1990年代前半は10月下旬，1990年代後半～2000年代前半は10月中旬，2000年代後半は10月上旬となっており，年代を追って採卵時期が早期にシフトした（Fig. 10）。

根室における採卵パターンは，1980年代後半～1990年代前半は９月下旬，10月下旬及び11月下旬に３つのピークを持ち，11月下旬の割合が全体の約20%と最も高い割合を示したが，1990年代後半からはオホーツク

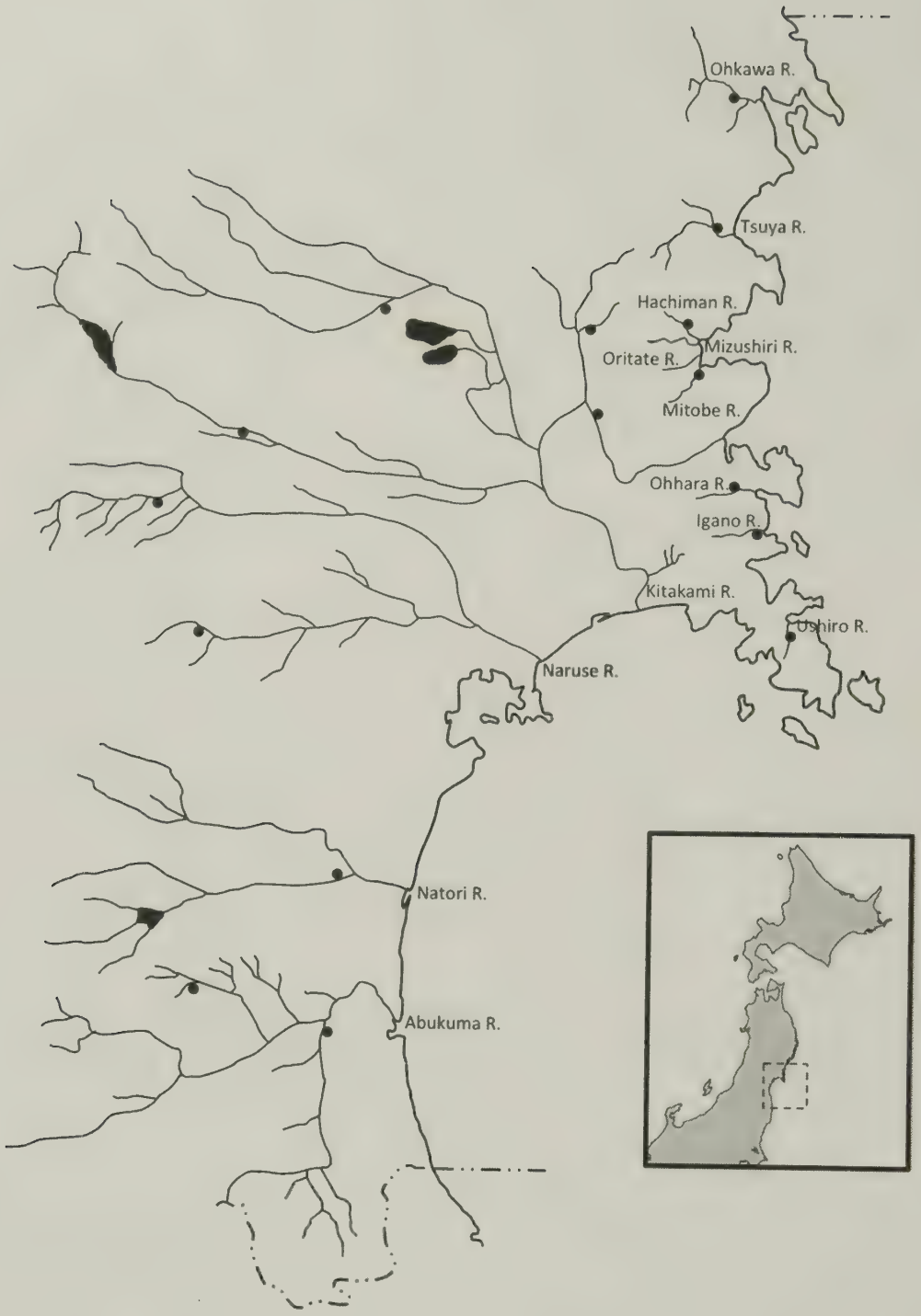


Fig. 7c. Locations of hatcheries (closed circles) and rivers where chum salmon fry were released in Miyagi Prefecture area of Honshu Pacific region.

と類似した，10月下旬をピークとする単峰型の構造に大きく変化し，11月下旬の割合は10%を下回るまで激減した（Fig. 11）。

えりも以東においては，すべての年代に共通して採卵のピークとなる時期が10月下旬となっている（Fig. 12）。1990年代では，他の年代と比較して9月下旬の割合が高くなっている。一方で，2000年代では11月中旬の割合が若干高い。

えりも以西においては，すべての年代に共通して10月下旬に採卵のピークが存在している（Fig. 13）。

Fig. 7d. Locations of hatcheries (closed circles) and rivers where chum salmon fry were released in Fukushima Prefecture area of Honshu Pacific region.

Fig. 7e. Locations of hatcheries (closed circles) and rivers where chum salmon fry were released in Ibaraki Prefecture area of Honshu Pacific region.

Fig. 8a. Locations of hatcheries (closed circles) and rivers where chum salmon fry were released in Aomori Prefecture area of Honshu Sea of Japan region.

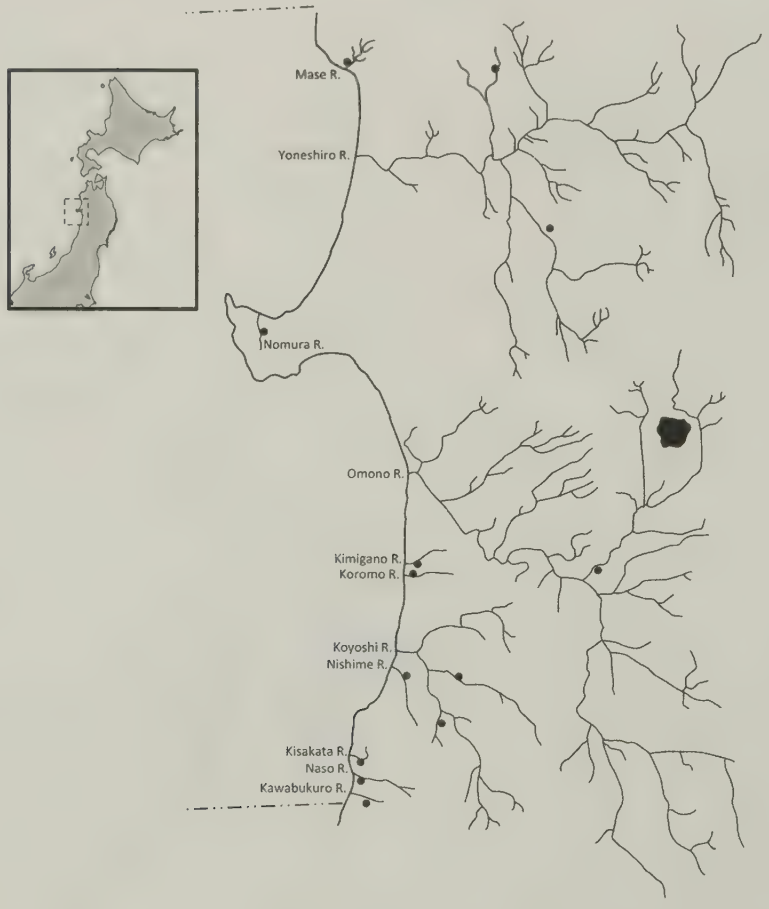


Fig. 8b. Locations of hatcheries (closed circles) and rivers where chum salmon fry were released in Akita Prefecture area of Honshu Sea of Japan region.

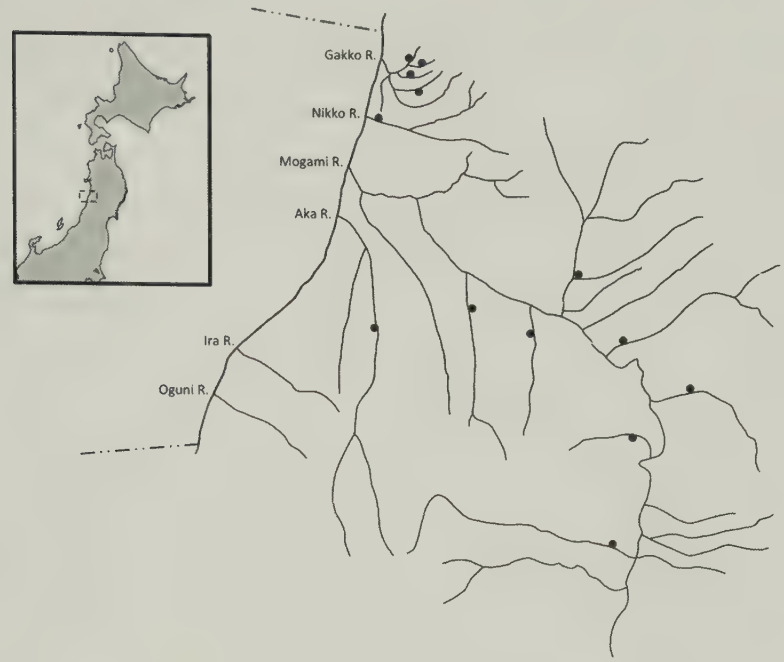


Fig. 8c. Locations of hatcheries (closed circles) and rivers where chum salmon fry were released in Yamagata Prefecture area of Honshu Sea of Japan region.

Fig. 8d. Locations of hatcheries (closed circles) and rivers where chum salmon fry were released in Niigata Prefecture area of Honshu Sea of Japan region.

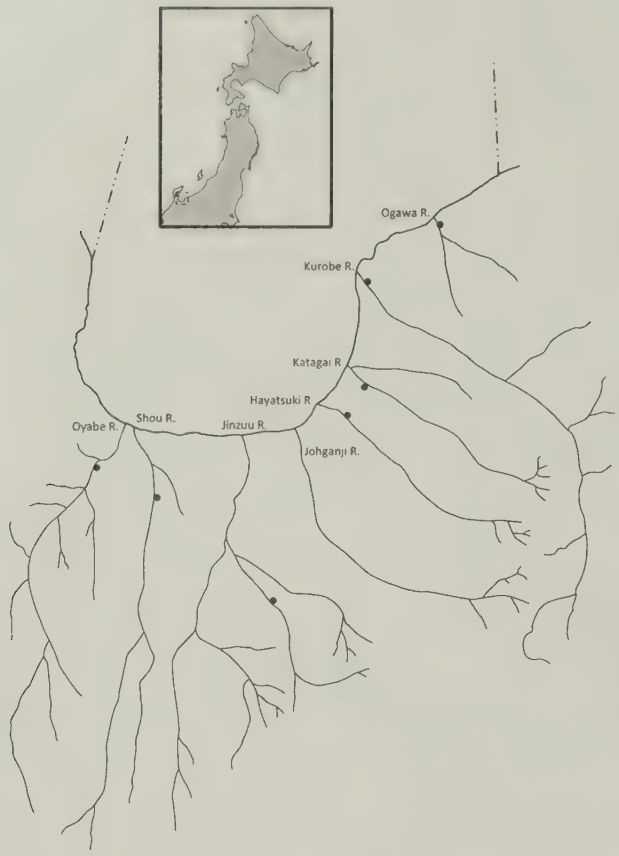


Fig. 8e. Locations of hatcheries (closed circles) and rivers where chum salmon fry were released in Toyama Prefecture area of Honshu Sea of Japan region.

Fig. 8f. Locations of hatcheries and rivers where chum salmon fry were released in Ishikawa Prefecture area of Honshu Sea of Japan region. Closed triangle shows the prefectural hatchery.

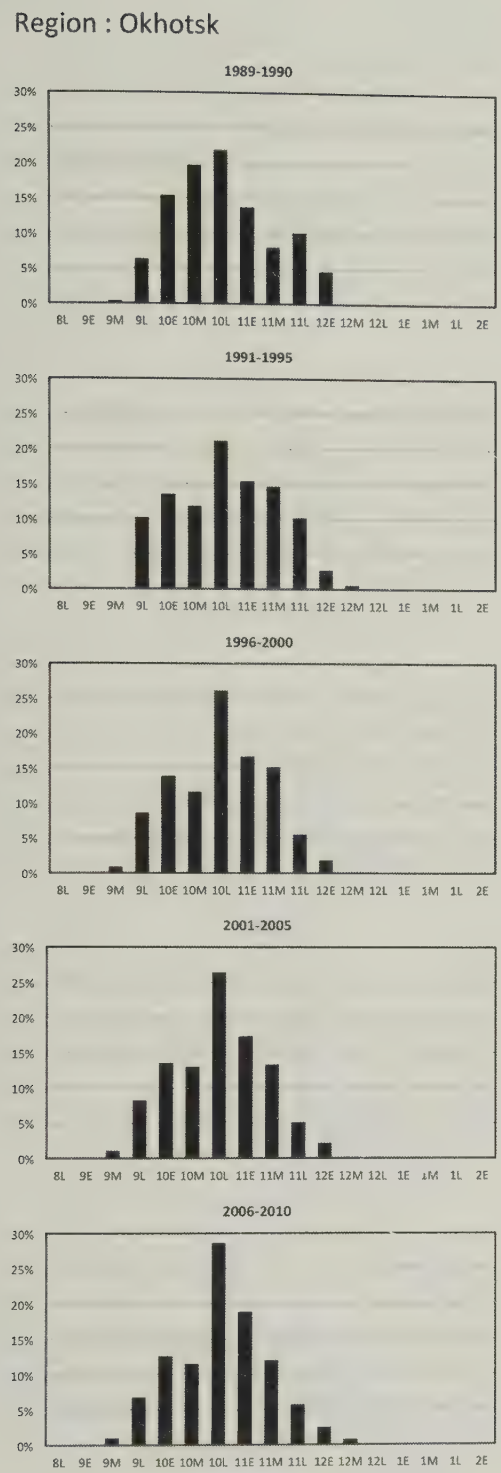


Fig. 9. Long-term changes in the timing of artificial fertilization of chum salmon eggs in the Okhotsk region. The histograms indicate the frequent distributions of the average number of fertilized chum salmon eggs for the early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2010).

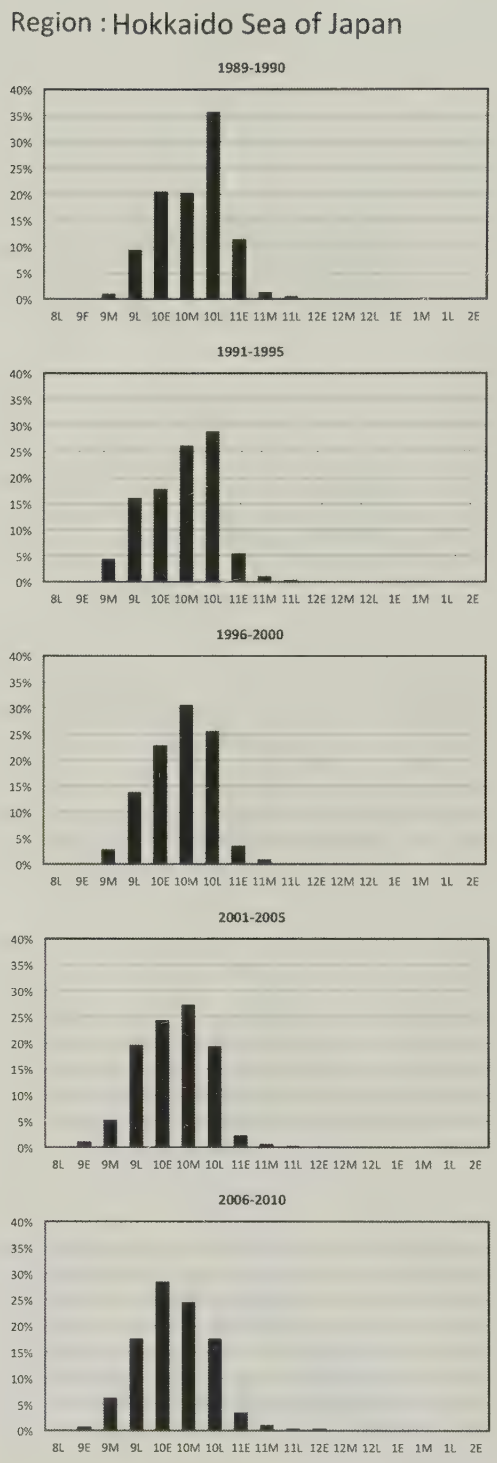


Fig. 10. Long-term changes in the timing of artificial fertilization of chum salmon eggs in the Hokkaido Sea of Japan region. The histograms indicate the frequent distributions of the average number of fertilized chum salmon eggs for the early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2010).

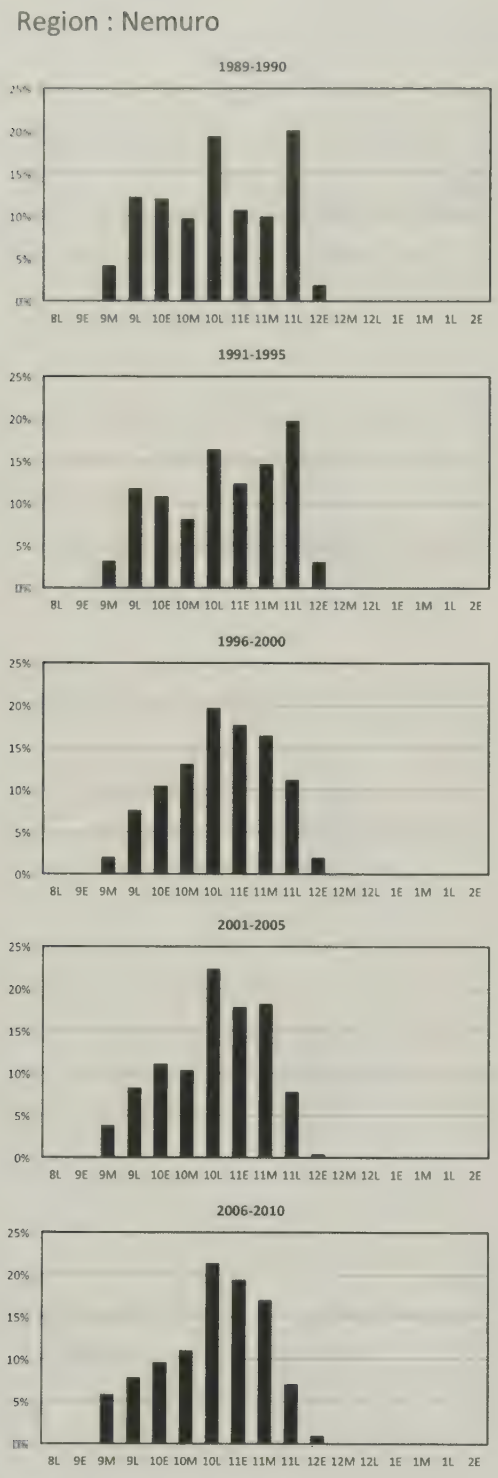


Fig. 11. Long-term changes in the timing of artificial fertilization of chum salmon eggs in the Nemuro region. The histograms indicate the frequent distributions of the average number of fertilized chum salmon eggs for the early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2010).

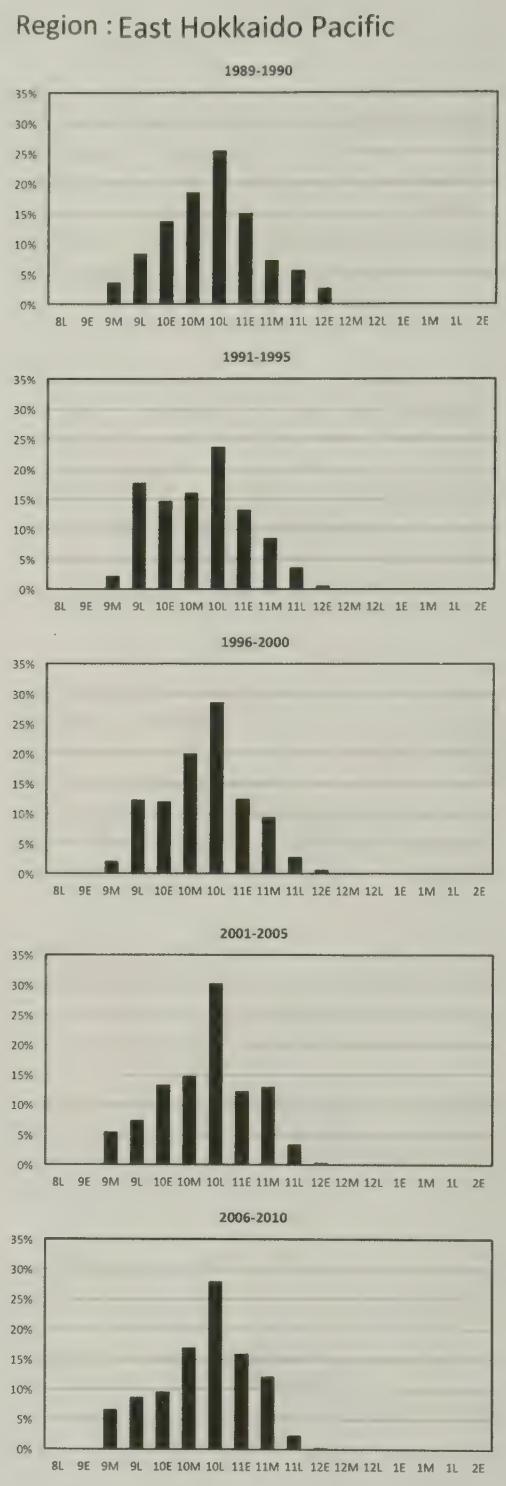


Fig. 12. Long-term changes in the timing of artificial fertilization of chum salmon eggs in the East Hokkaido Pacific region. The histograms indicate the frequent distributions of the average number of fertilized chum salmon eggs for the early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2010).

1980年代後半は10月下旬の他に11月下旬に15%を超えるピークが存在していたが，それ以降の年代ではみられない。1990年代後半以降は11月中旬の割合が徐々に高くなり，2000年代後半では10月下旬の割合を若干上回っている。

本州太平洋においては，すべての年代に共通して11月下旬が採卵のピークとなっている（Fig. 14）。1980年代後半では，11月下旬－12月上旬の割合が他の旬よりも極端に高い形になっているが，1990年代以降は10月下旬から11月上旬の割合が増え，ピークが明確でない。

本州日本海における採卵パターンは，1980年代後半には10月上旬がピークであったが，1990年代前半は10月下旬がピーク，1990年代後半は11月下旬が最も高く，かつ10月下旬にもピークを持つパターンとなっている（Fig. 15）。2000年代に入ってからは，２つのピークの間となる11月上旬及び中旬の割合が増えている。

集団の有効な大きさ　北海道の５地域個体群における採卵に用いる親魚の集団の有効な大きさ（*Ne*）の経年変化をFig. 16に示した。オホーツクでは，徳志別川において，地域個体群の保全を目的とした人工ふ化放流を実施している。徳志別川における*Ne*は年々増加する傾向にあり，1989年では5,000尾程度であったものが，近年では15,000-20,000尾程度になっている（Fig. 16a）。その他の河川については，平均すると5,000尾程度であるが，最大値については減少傾向にある。

北海道日本海では，石狩川において，地域個体群の保全を目的とした人工ふ化放流を実施している。石狩川における*Ne*は20,000-40,000尾で変動しながら推移している（Fig. 16b）。その他の河川における平均*Ne*は5,000尾をやや下回る状況で推移している。

根室では，西別川において，地域個体群の保全を目的とした人工ふ化放流を実施している。西別川における*Ne*は20,000-50,000尾で変動しながら推移している（Fig. 16c）。一方，その他の河川における平均*Ne*は5,000-10,000尾程度で推移している。

えりも以東では，十勝川において，地域個体群の保全を目的とした人工ふ化放流を実施している。十勝川における*Ne*は1989年に90,000尾近い値を示しているが，その直後には30,000尾台となった（Fig. 16d）。それ以降は増加の傾向がみられ，近年では50,000-70,000尾台で推移している。一方，その他の河川における平均*Ne*は2000年代に入ってから10,000尾を上回る形で推移していたが，2010年は極端な回帰不振のため5,000尾をやや下回った。

えりも以西では，遊楽部川において，地域個体群の保全を目的とした人工ふ化放流を実施している。遊楽部川における*Ne*は10,000-30,000尾の範囲で推移している（Fig. 16e）。その他の河川における平均*Ne*は5,000尾をやや下回る形で推移している。

稚魚放流時期の沿岸水温　７地域個体群の分布する沿岸における平均水温の変化をFigs. 17, 18に，水温5, 8, 10及び13℃到達日の平均と標準偏差をTable 2に示した。本州日本海においては水温が常に５℃を下回らなかった。5, ８及び10℃到達日はいずれも本州日本海が最も早く，次いで本州太平洋，北海道日本海，えりも以西，オホーツク，根室と続き，えりも以東が最も遅かった。13℃到達日は本州太平洋よりも北海道日本海の方が早かった以外は同様の順であった。

オホーツクにおける沿岸水温観測点（枝幸，常呂及び斜里）の平均水温の変化をFig. 17aに，5, 8, 10及び13℃到達日の平均と標準偏差をAppendix 1に示した。沿岸水温は高緯度に位置する枝幸で高く，低緯度に位置する斜里で低いが，その差は昇温が進むに連れて小さくなる傾向がみられた。

北海道日本海における沿岸水温観測点（遠別，厚田及び瀬棚）の平均水温の変化をFig. 17bに，5, 8, 10及び13℃到達日の平均と標準偏差をAppendix 2に示した。沿岸水温は低緯度に位置する瀬棚で高かったが，遠別と厚田はほとんど差がみられなかった。瀬棚においては水温のトレンド値が５℃以下となった年は１カ年のみであったので，５℃平均到達日は算出しなかった。

根室における沿岸水温観測点（羅臼，標津，別海及び歯舞）の平均水温の変化をFig. 17cに，5, 8, 10及び13℃到達日の平均と標準偏差をAppendix 3に示した。水温は，根室湾の奥部に位置する別海が最も高く，高緯度に位置する羅臼が最も低かった。

えりも以東における沿岸水温観測点（昆布森及び広尾）の平均水温の変化をFig. 17dに，5, 8, 10及び13℃到達日の平均と標準偏差をAppendix 4に示した。水温は西側に位置する広尾の方が若干高く推移していた。

えりも以西における沿岸水温観測点（静内，白老及び八雲）の平均水温の変化をFig. 17eに，5, 8, 10及び13℃到達日の平均と標準偏差をAppendix 5に示した。沿岸水温は西側に位置する八雲で高く，東側に位置する静内で低かった。

本州太平洋における沿岸水温観測点（尻労，野田湾，広田湾及び那珂湊）の平均水温の変化をFig. 18aに，5, 8, 10及び13℃到達日の平均と標準偏差をAppendix 6に示した。沿岸水温は最も低緯度に位置する那珂湊が

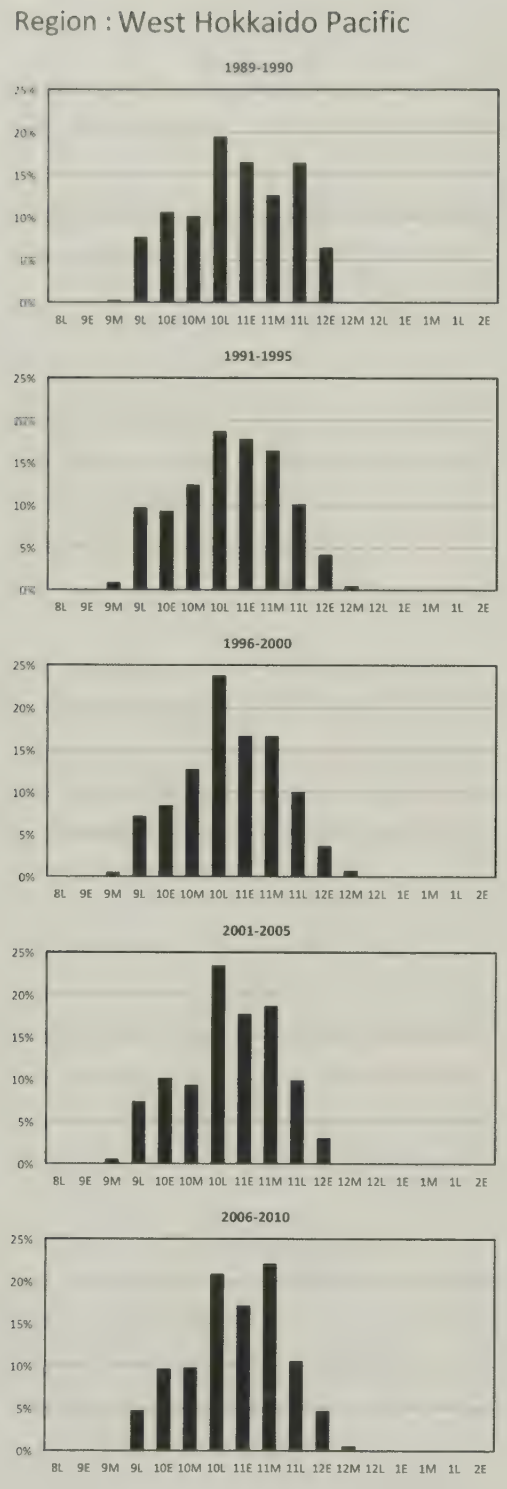


Fig. 13. Long-term changes in the timing of artificial fertilization of chum salmon eggs in the West Hokkaido Pacific region. The histograms indicate the frequent distributions of the average number of fertilized chum salmon eggs for the early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2010).

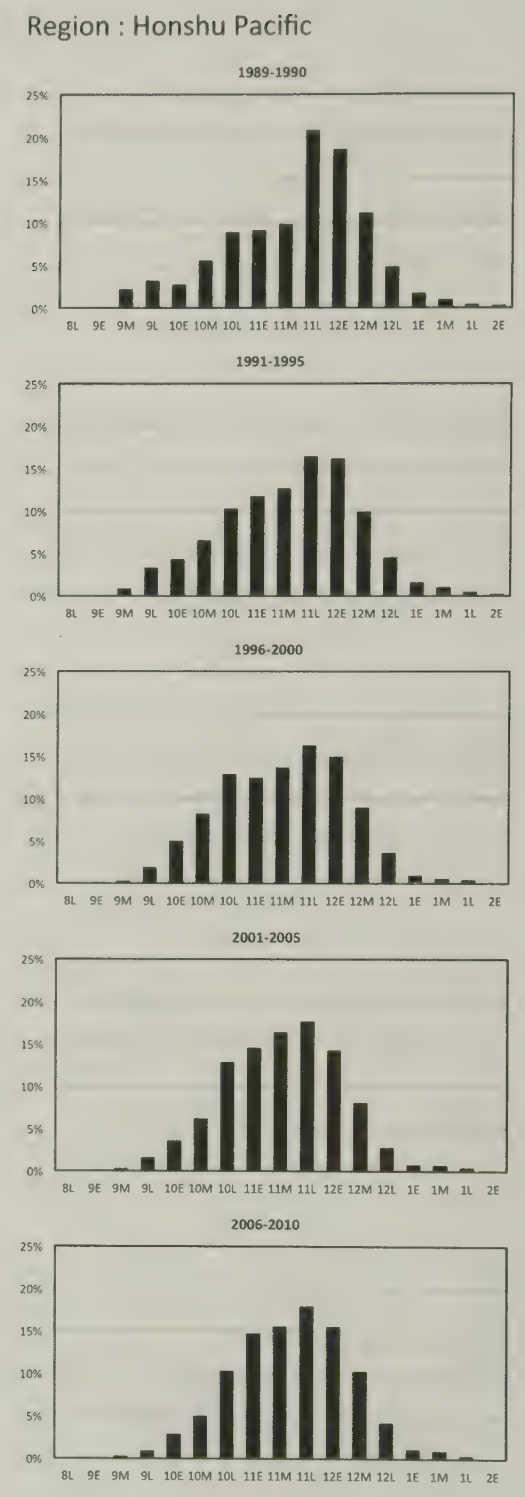


Fig. 14. Long-term changes in the timing of artificial fertilization of chum salmon eggs in the Honshu Pacific region. The histograms indicate the frequent distributions of the average number of fertilized chum salmon eggs for the early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2010).

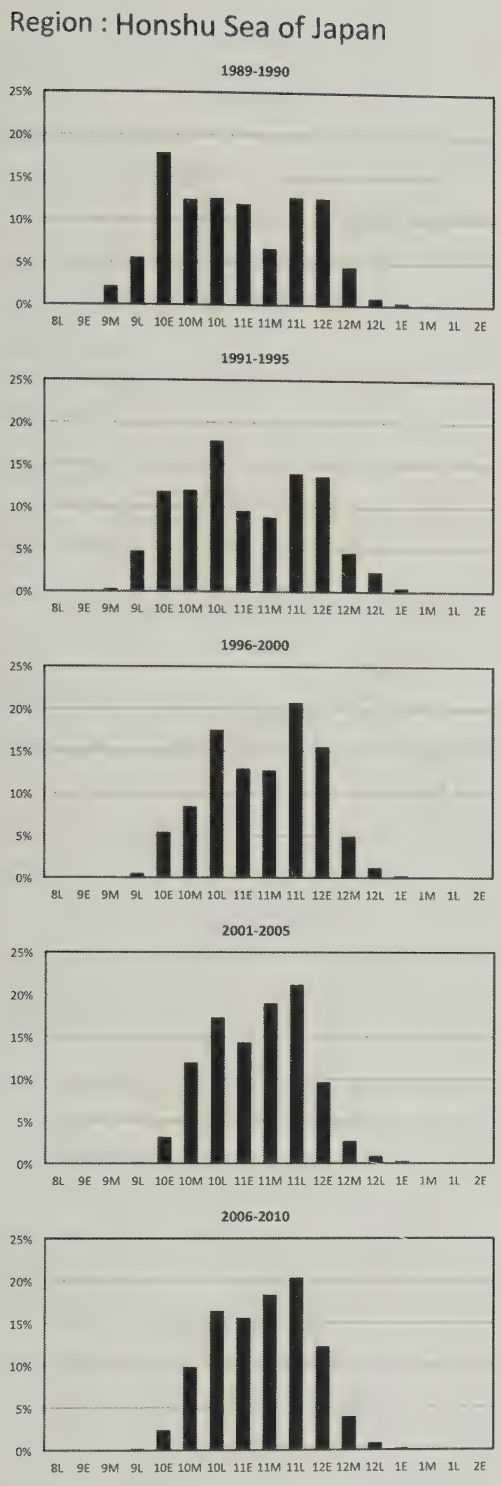


Fig. 15. Long-term changes in the timing of artificial fertilization of chum salmon eggs in the Honshu Sea of Japan region. The histograms indicate the frequent distributions of the average number of fertilized chum salmon eggs for the early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2010).

他に比べ極めて高く，その次に高いのは最も高緯度に位置する尻労であった。尻労，広田湾においては水温のトレンド値が5℃以下となった年は1カ年のみであったので，平均到達日は算出しなかった。また，那珂湊についてはデータセットが2カ年分しかなく，水温のトレンド値が8℃以下にならなかったので，同様に平均到達日は算出しなかった。

本州日本海における沿岸水温観測点（鰺ヶ沢，男鹿，加茂港及び氷見）の平均水温の変化をFig. 18bに，5，8，10及び13℃到達日の平均と標準偏差をAppendix 7に示した。沿岸水温は最も低緯度に位置する氷見が他に比べ高く，その次に高いのは次に低緯度に位置する加茂港であった。高緯度に位置する鰺ヶ沢と男鹿の水温はほとんど差が見られなかった。鰺ヶ沢においては水温のトレンド値が5℃以下となった年は1カ年のみであり，男鹿及び加茂港においては5℃以下となった年はなかったので，平均到達日は算出しなかった。また，氷見については8℃以下となった年はなかったので，同様に平均到達日は算出しなかった。

稚魚の放流時期と放流サイズ　各地域個体群における，年代毎の放流旬別のサケ稚魚放流数の割合（以下，放流パターンと記す）をFigs. 19-25に，放流魚の平均魚体重の経年変化をFig. 26に示した。

オホーツクにおいては，1990年代前半以降，一貫して5月下旬で全体の40-50%を放流する集中型パターンとなっている（Fig. 19）。平均の魚体重は，1980年代後半は1gを下回っていたが，1990年代は1g前後で推移し，2000年代に入ってからは漸増し，近年では1.2 gに達している（Fig. 26a）。

北海道日本海においては，1980年代後半～1990年代前半は4月上旬がピークであったが，1990年代後半は4月中旬，2000年代前半は4月下旬と，放流ピークが遅くなる傾向が見られた（Fig. 20）。2000年代後半は，再び4月中旬をピークとするパターンに戻っている。平均の魚体重は，1980年代後半～1990年代後半は1 g前後で推移し，2000年代は1-1.2 gの間で変動しながら推移している（Fig. 26b）。

根室においては，1989年代後半は5月中旬をピークとするパターンであったが，1990年代前半は5月下旬にピークが移り，1990年代後半では全体の約40%が5月下旬に放流され，オホーツクと類似した集中型パターンとなった（Fig. 21）。しかし2000年代に入ってからは，再び5月中旬をピークとするパターンに戻っている。平均の魚体重は，1990年代以降，若干の変動はあるが1.2-1.4 gの間でほぼ横ばいに推移している（Fig. 26c）。

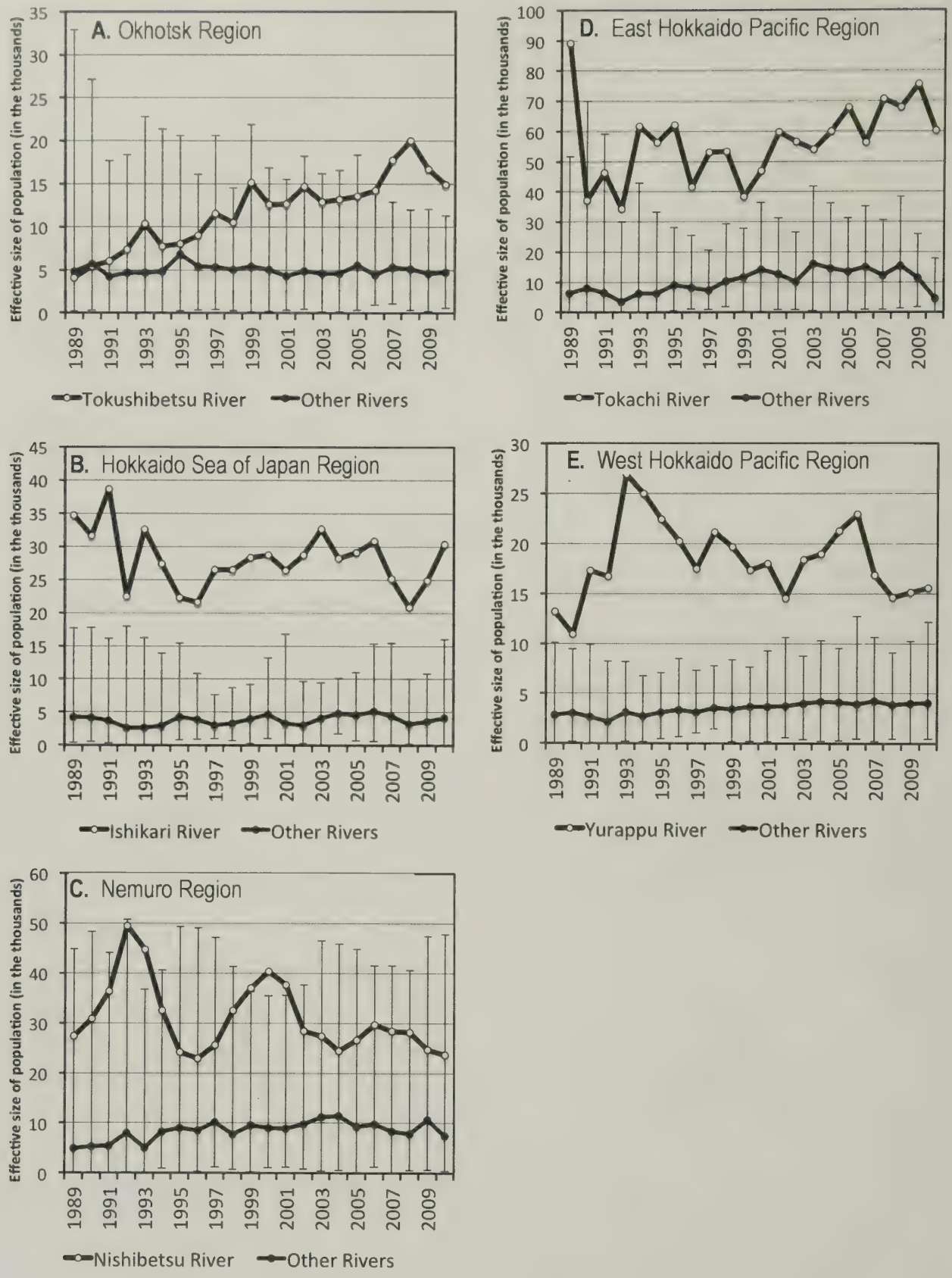


Fig. 16. Annual changes in the effective population size (*Ne*) of adult chum salmon amongthe five regional populationsin Hokkaido. Bars show the range (maximum and minimum)of *Ne* in river populations except for a presentative river population (open circles) in each regional population.

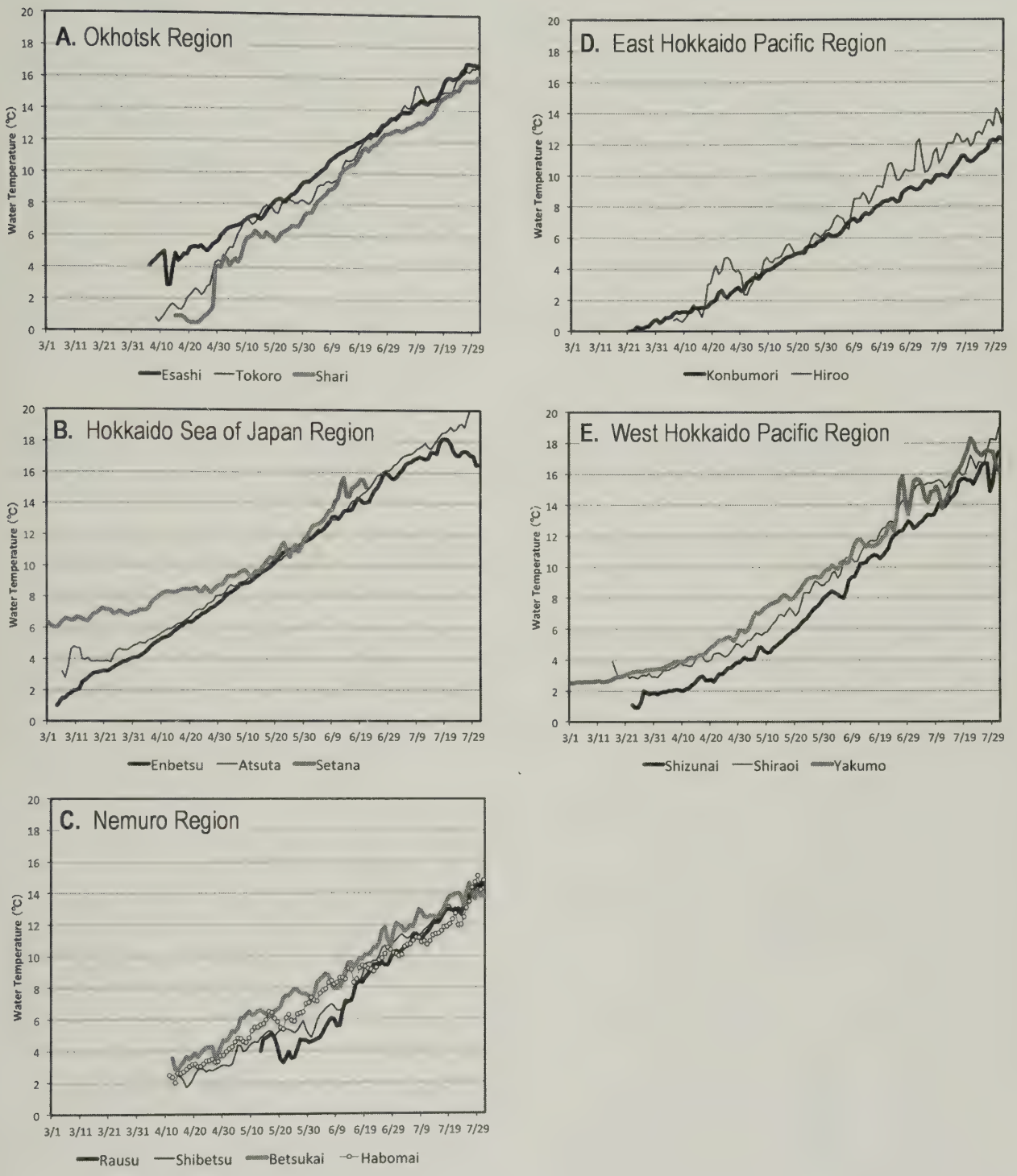

A. Okhotsk Region
Water Temperature (℃)
3/1 3/11 3/21 3/31 4/10 4/20 4/30 5/10 5/20 5/30 6/9 6/19 6/29 7/9 7/19 7/29
Esashi Tokoro Shari
D. East Hokkaido Pacific Region
Konbumori Hiroo
B. Hokkaido Sea of Japan Region
Enbetsu Atsuta Setana
E. West Hokkaido Pacific Region
Shizunai Shiraoi Yakumo
C. Nemuro Region
Rausu Shibetsu Betsukai Habomai

Fig. 17. Daily changes of mean coastal sea surface temperature (SST) in five regions of Hokkaido between March and July in 1995-2010. Refer to Fig. 1 for SST observing locations.

えりも以東においては，1989年代後半から1990年代前半にかけては３月以前の早期放流の割合が目立っていたが，1990年代後半からは早期放流の割合は減り，その分５月以降の割合が増えている（Fig. 22）。放流のピークは，1989年代後半では５月中旬であったが，1990年代前半からは５月下旬にシフトし，1990年代後半及び2000年代前半では５月下旬の割合が25%を超えていた。しかし，2000年代後半ではピークが５月中旬に早まり，５月下旬の割合は15%以下に減っている。平均の魚体重は，1989年級では１g以下であったが，

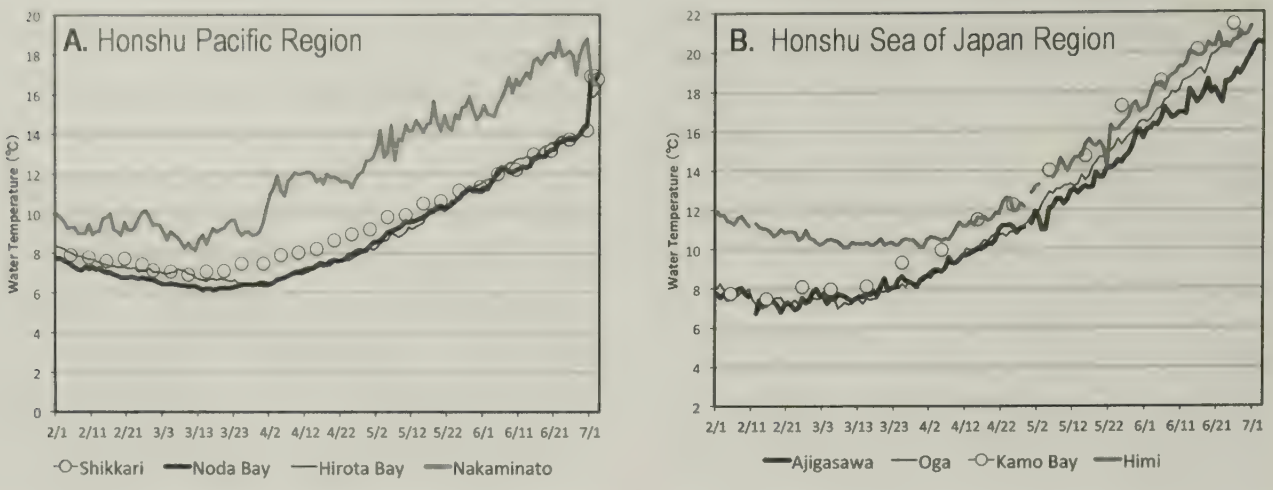

A. Honshu Pacific Region
Water Temperature (℃)
2/1 2/11 2/21 3/3 3/13 3/23 4/2 4/12 4/22 5/2 5/12 5/22 6/1 6/11 6/21 7/1
Shikkari
Noda Bay
Hirota Bay
Nakaminato
B. Honshu Sea of Japan Region
Water Temperature (℃)
2/1 2/11 2/21 3/3 3/13 3/23 4/2 4/12 4/22 5/2 5/12 5/22 6/1 6/11 6/21 7/1
Ajigasawa
Oga
Kamo Bay
Himi

Fig. 18. Daily changes of mean coastal sea surface temperature (SST) in two regions of northern Honshu between February and July. The observed years were 1994-2010 at Shikkari, 1995-2010 at Noda and Hirota bays, 2009-2010 at Nakaminato, 1989-2010 at Ajigasawa, 2000-2010 at Oga, 2001-2008 at Kamo Bay, and 1998-2010 at Himi. Refer to Fig. 1 for SST observing locations.

Table 2. Estimated average date (month/day) when sea surface temperature (SST) increased over 5, 8, 10, and 13°C at seven regions of northern Japan.

Regions	Average month/day (±SD) when SST increased over			
	5 °C	8 °C	10 °C	13 °C
Okhotsk	5/7 (±11.6)	5/25 (±10.7)	6/7 (±7.9)	6/27 (±6.2)
Hokkaido Sea of Japan	4/7 (±8.3)	4/30 (±9.5)	5/15 (±7.6)	6/5 (±6.6)
Nemuro	5/20 (±12.9)	6/10 (±8.6)	6/24 (±7.8)	7/15 (±8.9)
East Hokkaido Pacific	5/20 (±7.6)	6/14 (±8.6)	7/2 (±9.3)	8/6 (±18.6)
West Hokkaido Pacific	5/1 (±11.2)	5/24 (±9.8)	6/6 (±9.3)	6/27 (±9.5)
Honshu Pacific	3/27 (±6.5)	4/22 (±11.5)	5/12 (±13.9)	6/9 (±10.9)
Honshu Sea of Japan	-	3/23 (±9.5)	4/8 (±11.9)	5/2 (±7.5)

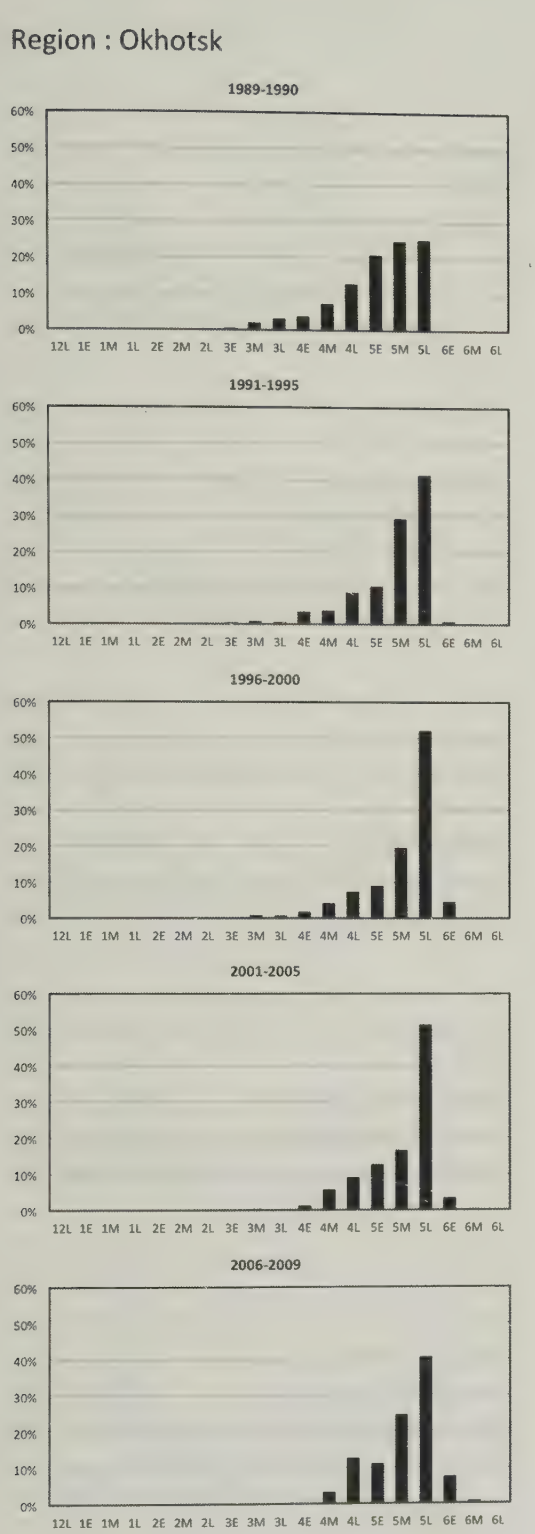


Fig. 19. Long-term changes in the timing of hatchery releases of chum salmon fry in the Okhotsk region. The histograms indicate the frequent distribution of number of released fish for early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2009).

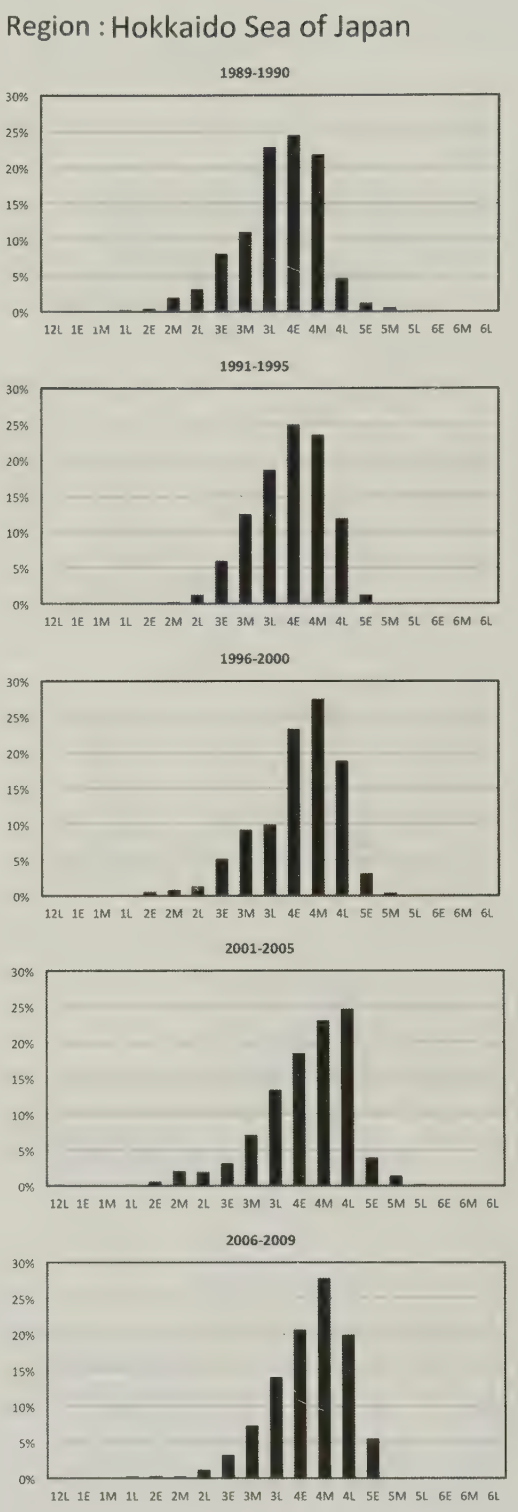


Fig. 20. Long-term changes in the timing of hatchery releases of chum salmon fry in the Hokkaido Sea of Japan region. The histograms indicate the frequent distribution of number of released fish for early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2009).

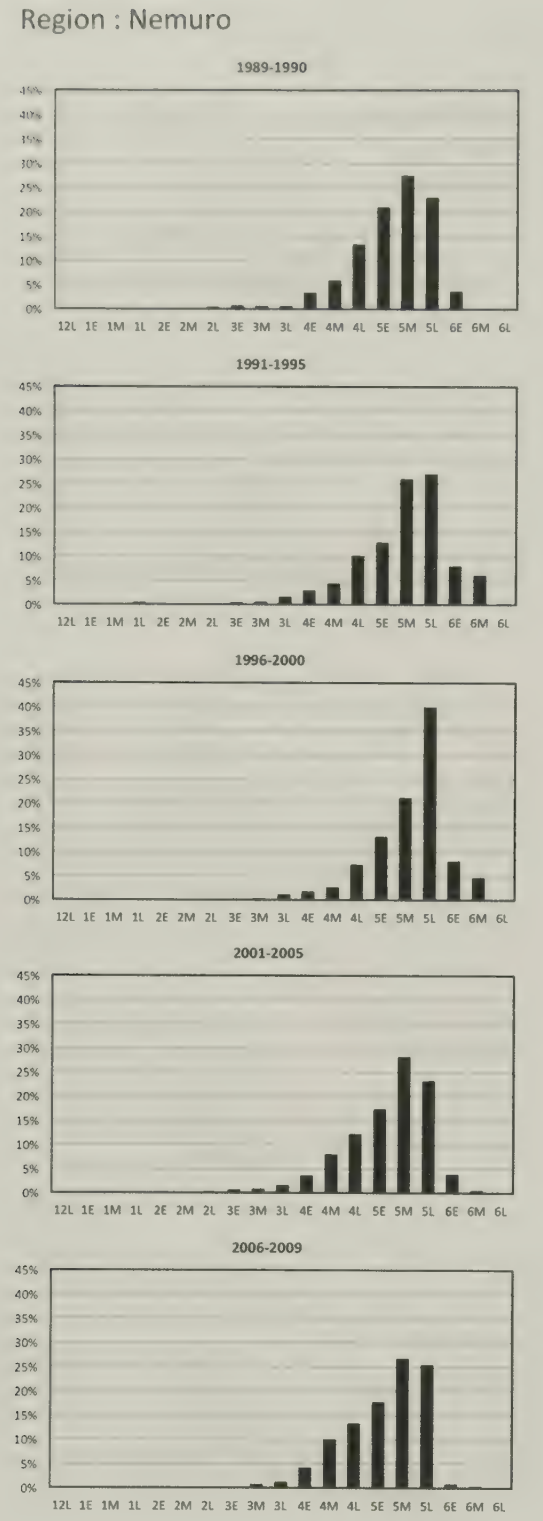


Fig. 21. Long-term changes in the timing of hatchery releases of chum salmon fry in the Nemuro region. The histograms indicate the frequent distribution of number of released fish for early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2009).

Fig. 22. Long-term changes in the timing of hatchery releases of chum salmon fry in the East Hokkaido Pacific region. The histograms indicate the frequent distribution of number of released fish for early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2009).

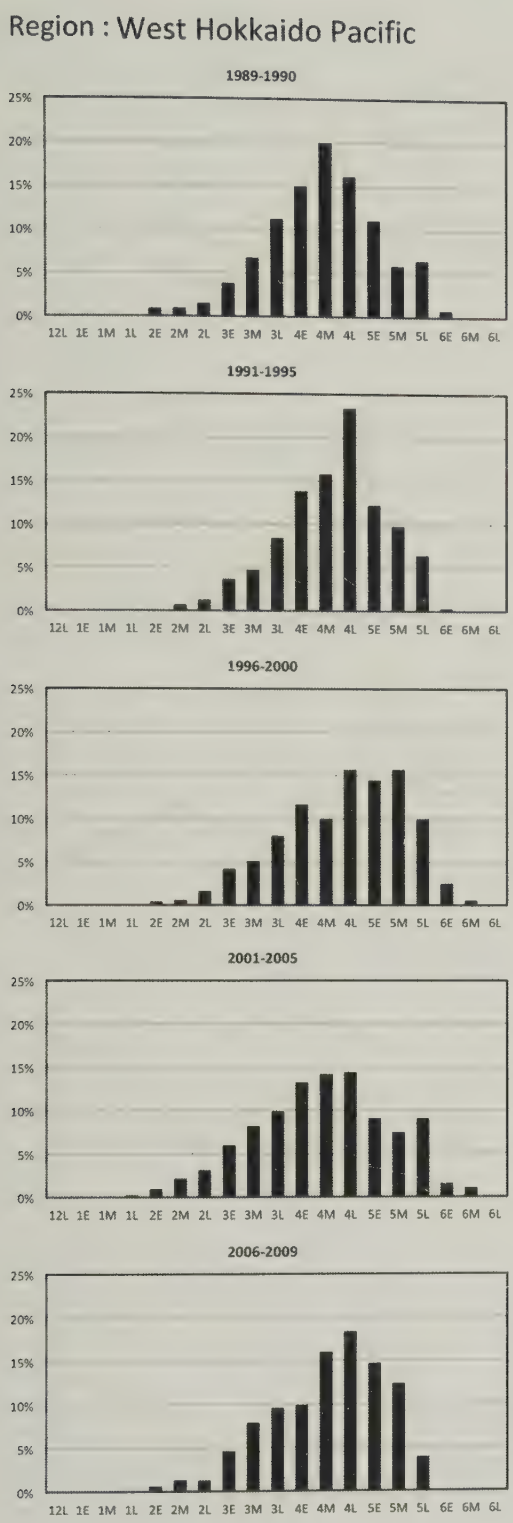


Fig. 23. Long-term Changes in the timing of hatchery releases of chum salmon fry in the West Hokkaido Pacific region. The histograms indicate the frequent distribution of number of released fish for early (E), middle (M) and late (L) of each month in the second half of 1980s (1989-1990), the first half of 1990s (1991-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2009).

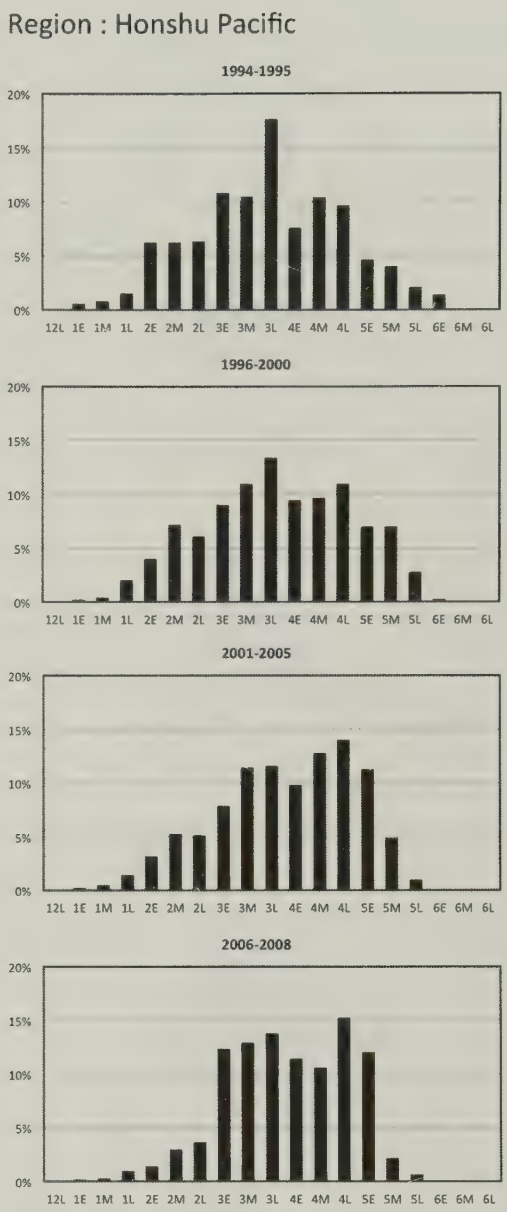


Fig. 24. Long-term changes in the timing of hatchery releases of chum salmonfry in the Honshu Pacific region.The histograms indicate the frequent distribution of number of released fish for early (E), middle (M) and late (L) of each monthin the first half of 1990s (1994-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2008).

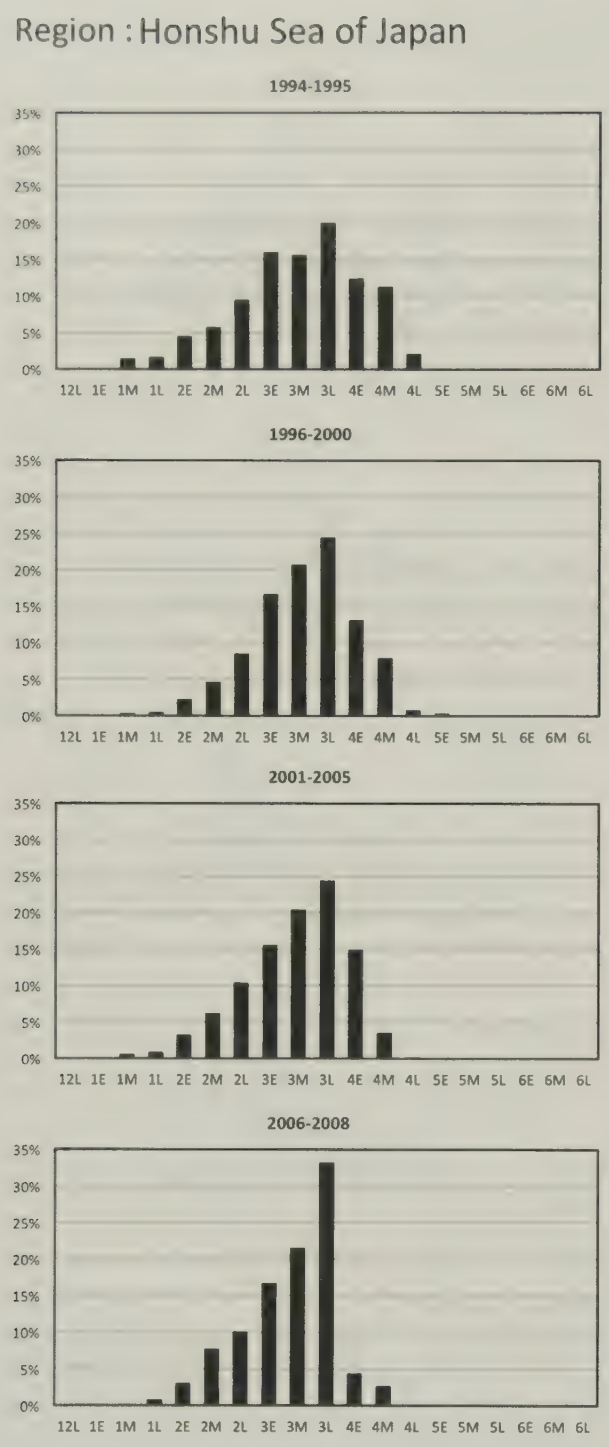


Fig. 25. Long-term changes in the timing of hatchery releases of chum salmon fry in the Honshu Sea of Japan region. The histograms indicate the frequent distribution of number of released fish for early (E), middle (M) and late (L) of each monthin the first half of 1990s (1994-1995), the second half of 1990s (1996-2000), the first half of 2000s (2001-2005), and the second half of 2000s (2006-2008).

その後急激に大型化し，1996年級では1.5gを超えている（Fig. 26d）。それ以降は変動しながら漸増し，近年では1.6 g前後に達している。

えりも以西においては，1989年代後半及び1990年代前半ではそれぞれ４月中旬及び４月下旬をピークとする正規分布型のパターンを示していたが，1990年代後半では４月の放流割合が減り，５月の割合が増えた（Fig. 23）。2000年代前半では再び４月の割合が増え，2000年代後半には４月下旬をピークとする正規分布型のパターンに近い形になった。平均の魚体重は，1990年代以降，1.2-1.5 gの範囲で変動している（Fig. 26e）。

本州太平洋では，1990年代前半は３月下旬に明瞭なピークをもつ放流パターンであったが，1990年代後半はそのピークが明瞭ではなく，2000年代にはピークが４月下旬にシフトした（Fig. 24）。2000年代後半では２月以前や５月中旬以降の放流割合が激減し，３月上旬から５月上旬の間に放流が集約されている。平均の魚体重は，1.2-1.5 gの範囲で変動している（Fig.26f）。

本州日本海では，３月下旬に明瞭なピークをもつ放流数の時期別割合となっている（Fig. 25）。その割合は1990年代前半では約20%であったが，1990年代後半から2000年代前半では約25%に増え，2000年代後半には30%を超えている。その一方で，４月以降の放流割合は年代を追う毎に減少している。平均の魚体重は，1.0-1.2 g の範囲で変動している（Fig. 26g）。

考　察

人工ふ化放流の実施体制　我が国では，200水系においてサケ親魚の捕獲及び採卵が行われている。また，得られた種苗は246箇所のふ化施設で飼育され，そこで生産された稚魚が252水系に放流されている。放流水系に比べて捕獲水系の数が少ない理由は，北海道において，増殖事業コスト削減のために捕獲河川の集約化が進められたためである（竹内, 2005）。

246のふ化施設のうち，９割以上が民間団体によって運営されている。民間団体によるふ化施設の運営体制は，地域によって様々であり，本州日本海地区のようにふ化施設の老朽化や後継者不足が深刻となっている地域も存在する（本州鮭鱒増殖振興会, 1996）。現在の資源水準を将来に渡り持続していくためには，民間団体による人工ふ化放流事業の持続が必要であり，補助金の維持や適切な技術指導，講習会の開催などの施策を講じていく必要がある。

本州太平洋においては，2011年３月11日に発生した東日本大震災によって，岩手県内の27施設，宮城県内の14施設が被災した（伊藤, 2012）。さらに，福島県に

Fig. 26. Annual changes inthe mean body weight (g) of released chum salmon fry in the seven regions of Japan.

ついては東京電力福島第一原発事故の影響もあり７施設が稼働できない状態となっている。水産総合研究センターも震災発生直後から復興支援活動を行なっているが（伊藤，2012），完全な復旧にはまだ時間を要する。

採卵時期　採卵パターンの変遷については，オホーツクの様に変化の少ない地域と，北海道日本海や根室の様に年代毎に変化のみられる地域があった。採卵パターンの変化が見られる理由は，産業的なニーズに合わせた人為的コントロールが行われてきたためと考えられる。例えば，1980年代後半及び1990年代前半の根室では11月下旬の採卵数が最も多い。この理由は明確でないが，漁期後期に来遊する群の数を増やそうという意図があったと推察される。しかし，1990年代後半以降，10月下旬をピークとする正規分布型に近い採卵パターンに変わっているが，これは後期群の来遊数が意図したように増えなかったためと考えられる。また，1980年代後半及び1990年代前半の本州日本海で10月上旬及び下旬の採卵数が最も多いのは、漁期前期に来遊する群の数を増やすため，1993年まで北海道から発眼卵を移殖したためと考えられる。この移殖群については，山形県の月光川などで定着していることが遺伝的解析からも示唆されている（Urawa，2002）。このような採卵時期のコントロールや移殖が地域個体群の特性や資源量にどのような影響を与えたかについては，今後も十分な検証を行う必要がある。

集団の有効な大きさ　有効集団サイズ（*Ne*）は保全生物学では最も重要な指標の１つとされている（横田，2008）。遺伝的多様性を維持するために最低限必要となる*Ne*は，短期的には50，長期的には500という議論が保全生物学ではよく紹介されている。しかし、突然変異率と遺伝的浮動のバランスを得るのは*Ne*が1,000～5,000程度必要という説もあり、適切な*Ne*については現在も論争中である（横田，2008）。今回調べた河川個体群のうち，水産総合研究センターが地域個体群の保全を目的としたふ化放流を実施している５河川における*Ne*は，5,000を大きく上回っている。他の河川における平均*Ne*は2,000以上となっている。なお，本州の２地域個体群においては，親魚の捕獲数のデータは存在するものの，実際に採卵に供した親魚の数についてはほとんど記録がない。本州の２地域個体群については，北海道と比べて親魚の捕獲数が少ない場合が多く，遺伝的多様性もやや低いことが知られている（Beacham *et al.*，2008）。今後，本州においても採卵親魚に関する実態を把握する必要がある。

日本系サケの遺伝的多様性は，他国に分布するサケと比べて高いことが複数の遺伝分析手法により報告されている（Sato *et al.*，2004; Beacham *et al.*，2008; 佐藤・浦和，2015）。生息環境の変動や病気の発生などに適応するため，個体群内に高い遺伝的多様性を維持することは重要と考えられる。遺伝的多様性を今後とも維持していくためには，人工ふ化放流事業の実施者による遺伝的多様性の保全の重要性についての理解の深化が必要である。

稚魚放流時期の沿岸水温　24の観測地点において，水温が５，８，10及び13℃に達する時期を見ると，北よりも南の方が，そして東（太平洋側）よりも西（日本海側）の方が早い傾向がみられた。これは，北日本近海を流れる海流と関連すると考えられる。日本海においては，南から北に向かって対馬暖流が流れており，その一部は，宗谷海峡からオホーツク海へ流れ出し，北海道沿岸を南下する宗谷暖流となる（青田ら，1989）。本州日本海，北海道日本海及びオホーツクの各観測地点の水温は，この流れに沿う形で順に昇温していた。一方，水温の上昇が最も遅いえりも以東では，岸寄りを東から西に流れる「沿岸親潮」もしくは「道東沿岸流」と呼ばれる寒流（小笠原，1987; 磯田ら，2003; 田中，2002）が水温に大きく影響していると考えられる。また，本州太平洋で最も高緯度に位置する観測地点である青森県尻労では，南に位置する岩手県の野田湾や広田湾よりも水温の上昇が早かったが，これは津軽海峡から太平洋へ流れ出す津軽暖流の影響を受けるためと考えられる。

このように海流は沿岸水温に強く影響すると考えられるが，海流そのものが降海したサケ稚魚に直接与える影響について，日本での研究事例は極めて少ない（Fukuwaka and Suzuki，1998）。近年，えりも以東に放流された耳石標識サケ稚魚が，放流後にえりも以西の白老沿岸まで西側へ移動している例が報告されている（高橋，2010）。これは前述の沿岸親潮の流路と一致する方向への移動であり，海流によって物理的に西方向に移送された可能性が考えられる。このような移動が恒常的にみられるのであれば，えりも以東のサケ稚魚の降海後の生息場所は，放流場所周辺ではなく，もっと西の方向にあることになる。その場合，現行のように放流場所周辺の定点における観測結果をもって稚魚の生息環境と見なすことは妥当ではないかも知れない。今後は，定点観測による環境条件の把握だけではなく，リモートセンシングなどの先進技術も活用しながら，海流の動きや適水温帯の面積など，２次元的な視点で沿岸環境を評価していくことも重要である。

稚魚の放流時期と放流サイズ　稚魚の放流時期については，1980年代後半から1990年代後半にかけて放流時期が遅くなる傾向がみられた。これは当時，前述した適期放流や適期・適サイズ放流に適合する時期に放流するという意図が働いたことが考えられる。しかしながら，2000年代前半以降，北海道の根室及び太平洋側では放流時期が再び早まる傾向がみられる。この理由としては，2003年に薬事法の改正が行われたことによって，それまで稚魚の寄生虫駆除に有効であったホルマリン薬浴が出来なくなり（浦和, 2003），稚魚を長期間飼育することが難しくなったことも一因と考えられる。

稚魚の放流サイズについては，地域個体群によって傾向に差はあるが，どの地域個体群も概ね体重１gを上回った状態で，増加もしくは横ばいで推移している。これは適期・適サイズ放流で１g以上での放流を推奨してきたことと，放流時期を遅らせることで飼育期間が長くなったことに起因すると考えられる。

実際の稚魚の放流時期及び放流サイズが，適期・適サイズ放流とよく一致している地域個体群の例として，オホーツク及び本州日本海が挙げられる。ここでは適期放流の時期を沿岸水温が５℃になる時期から10℃になる時期までとし，８℃になる時期をその中心と見なして考えることにする。オホーツクでは，沿岸水温が５，８及び10℃に達する時期が，それぞれ５月上旬，５月下旬及び６月上旬となっている。オホーツクにおける５月上旬から６月上旬までの稚魚放流数の割合は全体の70～80%で，ピークである５月下旬の割合は全体の40～50%に達している。このパターンは1990年代以降ほぼ変わっていない。放流サイズについても，2000年代以降１g以上での放流が続けられており，緩やかながら大型化する傾向にある。近年，７地域個体群の中で資源水準が最も高いオホーツク地域個体群は，離岸したサケ幼魚の夏から秋に掛けての生息場所であるオホーツク海（浦和, 2000, 2015）に面し，地理的に好適な環境にある。さらに，大半のサケ稚魚が適期に適サイズで放流されるため，これらは沿岸における初期減耗を逃れ、オホーツク海へ沖合移動出来る可能性が高いと考えられる。

一方，本州日本海では，放流時期における沿岸水温は常に５℃を上回っており，８℃及び10℃に達する時期は，それぞれ３月下旬及び４月上旬となっている。本州日本海では４月上旬までに全体のほぼ90%が放流されており，ピークは各年代を通して３月下旬である。また，放流サイズも１gを超えている。このように適期・適サイズ放流が行われているにもかかわらず，本州日本海の資源水準は，オホーツクとは対照的に，７地域個体群の中で最も低い。このことは，適期・適サイズ放流で指標となった時期や体サイズが，どこの地域でも当てはまる訳ではないことを示唆している。

サケの産卵する期間に比べて，稚魚の降海する時期はより短い期間に集中する傾向がある（Beacham and Murray, 1986）。これは，サケが産卵場所及び産卵時期に適した生活史形質を進化させることで，稚魚が降海するタイミングを生残に適した時期にある程度収斂させているためと考えられる（斎藤ら，2015）。つまり，この時期が，その地域や河川において稚魚を放流するのに最適な時期であると考えられる。今後は，各地域個体群の持つ特性を十分に理解し，それぞれに最適な放流時期やサイズを追求していくことが必要である。

謝　辞

本稿を取りまとめるにあたり，基礎データとして用いたモニタリングデータは，北海道，青森県，岩手県，宮城県，福島県，茨城県，秋田県，山形県，新潟県，富山県及び石川県の各漁業協同組合，民間増殖団体，行政機関及び調査研究機関の方々の長年にわたるご理解とご協力によって収集された。ここに深く感謝の意を表す。また，それらのデータの取りまとめに当たってご尽力頂いた東北区水産研究所さけます調査普及グループ（現在はさけます資源グループ）及び日本海区水産研究所さけます調査普及グループの方々，文献や資料の提供にご協力頂いた北海道立総合研究機構さけます・内水面試験場の宮腰靖之研究主幹，北海道区水産研究所さけます資源部ふ化放流技術グループの佐藤俊平主任研究員，中島　歩主任技術員と高橋　悟技術員，繁殖保全グループの岡本康孝技術員，資源評価グループの佐々木系技術員，考察を進めるに当たり有益な助言を頂いた北海道区水産研究所業務支援課の安達宏泰課長とさけます資源部資源評価グループの斎藤寿彦グループ長に感謝する。最後に，原稿の作成や修正等についてご指導いただいた北海道区水産研究所さけます資源部の浦和茂彦次長に深く感謝申し上げる。

文　献

青森県水産試験場, 1990: 平成元年度漁況・海況予報事業結果報告書，25.

青森県水産試験場, 1993: 漁況・海況予測事業結果報告書　平成２年度　平成３年度　平成４年度, 26-28.

青森県水産試験場, 1993-2002: ウオダス漁海況速報 No. 559-1191.

青森県水産総合研究センター, 2002-2009: ウオダス漁

海況速報 No.1192-1658.

青森県産業技術センター水産総合研究所, 2009-2010: ウオダス漁海況速報 No. 1659-1721.

青田昌秋, 石川正雄, 山田俊郎, 1989: 宗谷海峡の流れについて. 低温科學物理編, **47**, 147-160.

Beacham T. D., and Murray C. B., 1986: Comparative developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchusketa*) from the Fraser River, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 252-262.

Beacham T. D., Sato S., Urawa S., Le K. D., and Wetklo M., 2008: Population structure and stock identification of chum salmon *Oncorhynchusketa* from Japan determined by microsatellite DNA variation. *Fish. Sci.*, **74**, 983-994.

Fukuwaka M., and Suzuki T., 1998: Role of a riverine plume as a nursery area for chum salmon *Oncorhnchus keta*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **173**, 289-297.

Hartl D. L., 1981: Primer of population genetics. Sinauer Associates Inc. 192 pp.

北海道さけ・ますふ化放流事業百年史編さん委員会, 1988: 北海道鮭鱒ふ化放流事業百年史. 北海道さけ・ますふ化放流百年記念事業協賛会, 1260 pp.

北海道さけ·ますふ化場, 1976: 沿岸生育環境調査報告(沿岸サケマス稚魚追跡調査), 9 pp.

北海道さけ・ますふ化場, 1996: 稚魚の放流.さけ・ますふ化事業実施マニュアル. pp. 56-57.

本州鮭鱒増殖振興会, 1996: 本州鮭鱒四十年史. 135 pp.

入江隆彦, 1990: 海洋生活初期のサケ稚魚の回遊に関する生態学的研究. 西水研研報, **68**, 1-142.

伊藤二美男, 2012: さけますふ化放流チームの復興支援活動～来春の放流をめざして～. SALMON情報, **6**, 3-5.

磯田　豊, 黒田　寛, 明正達也, 本田　聡, 2003: 沿岸親潮の海洋構造とその季節変化. 沿岸海洋研究, **41**(1), 5-12.

小林哲夫, 1977: 沿岸滞泳期におけるサケ・マス幼魚期の生態. 水産海洋研究会報, **31**, 39-44.

小林哲夫, 2009: 日本サケ・マス増殖史. 北大出版会, 札幌, 305 pp.

久保達郎 (編), 1988: 日本のサケマス－その生物学と増殖事業. たくぎん総合研究所, 250 pp.

真山　紘, 1986: そ上・産卵時期から見たサケ属魚類の種特性. 東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター報告, **12**, 119-121.

Miyakoshi Y., Fujiwara M., Ando D., Shimada H., Sawada M., Asami H., and Nagata M., 2007: Distribution and growth of juvenile chum salmon in the Abashiri Bay, eastern Hokkaido, in relation to sea surface temperature. *NPAFC Technical Report*, **7**, 21-22.

永田光博, 宮腰靖之, 藤原真, 安藤大成, 津田真由美, 嶋田宏, 浅見大樹, 2006: サケ・マス資源と沿岸環境. 月刊海洋, **38**(9), 637-646.

野川秀樹, 1992: 本州日本海沿岸におけるサケ増殖と資源動態. 北海道さけ・ますふ化場技術情報, **161**, 29-43.

小笠原惇六, 1987: 親潮と道東沿岸流. 月刊海洋科学, **19**, 21-25.

Russell E. S., 1931: Some theoretical considerations on the 'overfishing' problem. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, **6** (1), 3-20.

斎藤寿彦, 岡本康孝, 佐々木　系, 2015: 日本系サケの生物学的特性. 水産総合研究センター研究報告, **39**, 85-120.

さけ・ます資源管理センター, 1999: 平成 9 年度さけ・ます資源管理センター業務報告書, 108 pp.

Sasaki K., and Takahashi S., 2011: Preliminary 2010 salmon enhancement production in Japan. NPAFC Doc. 1345. 3 pp.

Sato S., Kojima H., Ando J., Ando H., Wilmot R. L., Seeb L. W., Efremov V., LeClair L., Buchholz W., Jin D. H., Urawa S., Kaeriyama M., Urano A., and Abe S., 2004: Genetic population structure of chum salmon in the Pacific Rim inferred from mitochondrial DNA sequence variation. *Environ. Biol. Fishes*, **69**, 37-50.

佐藤俊平, 浦和茂彦, 2015: 日本系サケの遺伝的個体群構造. 水産総合研究センター研究報告, **39**, 21-47.

水産総合研究センターさけますセンター, 2010: さけます人工ふ化放流計画集録 (平成22年度), 103 pp.

高橋史久, 2009: これまでの耳石温度標識魚から得られた知見. SALMON情報, **3**, 6-7.

高橋史久, 2010: 耳石温度標識放流魚から得られた知見　その2 (放流時期とサイズの検討). SALMON情報, **4**, 12-14.

高橋　悟, 2013: サケの採卵時期の違いによる親魚の回帰時期と回帰年齢. SALMON情報, **7**, 16-19.

竹内勝己, 2005: サケの自然再生産調査について. 試験研究は今, **543**, 1-3.

田中伊織, 2002: 北海道周辺の海(3)太平洋. 育てる漁業, **352**, 3-7.

田中昌一, 1969: 資源管理の基礎と方法.「つくる漁業

水産資源増殖の手引」(「つくる漁業」編集委員会編), 社団法人資源協会, 東京, pp. 88-100.

浦和茂彦, 2000: 日本系サケの回遊経路と今後の研究課題. さけ・ます資源管理センターニュース, **5**, 3-9.

Urawa S., 2002: Genetic conservation of salmon in Japan: a case study. Proceedings of 2nd International Symposium on Stock Enhancement and Sea Ranching, Kobe. p. 73.

浦和茂彦, 2003: さけ・ます類に外部寄生する原虫類の病理と対策. さけ・ます資源管理センターニュース, **11**, 1-6.

浦和茂彦, 2015: 日本系サケの海洋における分布と回遊. 水産総合研究センター研究報告, **39**, 9-19.

Wright, S., 1931: Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **16**, 97-159.

山形県水産試験場, 2003-2010: 平成12-20年度山形県水産試験場事業報告.

横田賢史, 2008: 集団有効サイズとその推測.「水産資源の増殖と保全」(北田修一, 帰山雅秀, 浜崎活幸, 谷口順彦編著), 成山堂書店, 東京, pp. 171-189.

Appendix 1. Estimated average date (month/day) when the sea surface temperature (SST) increased over 5, 8, 10, and 13°C at three coastal stationsin the Okhotsk region. Refer to Fig. 1 for SST observing stations.

Stations	Average date (±SD) when SST increased over			
	5 °C	8 °C	10 °C	13 °C
Esashi	4/27 (±5.3)	5/19 (±9.1)	6/3 (±6.8)	6/24 (±4.0)
Tokoro	5/7 (±5.2)	5/25 (±3.3)	6/5 (±2.2)	6/23 (±1.9)
Shari	5/19 (±6.7)	6/2 (±9.2)	6/13 (±6.7)	7/1 (±6.5)
Mean	5/7 (±11.6)	5/25 (±10.7)	6/7 (±7.9)	6/27 (±6.2)

Appendix 2. Estimated average date (month/day) when the sea surface temperature (SST) increased over 5, 8, 10, and 13°C at three coastalstations in the Hokkaido Sea of Japan region. Refer to Fig. 1 for SST observing stations.

Stations	Average date (±SD) when SST increased over			
	5 °C	8 °C	10 °C	13 °C
Enbetsu	4/10 (±7.9)	5/4 (±6.1)	5/18 (±5.6)	6/7 (±5.0)
Atsuta	4/4 (±7.4)	5/2 (±7.0)	5/16 (±6.9)	6/6 (±6.2)
Setana	-	4/15 (±6.6)	5/5 (±5.1)	5/31 (±8.7)
Mean	4/7 (±8.3)	4/30 (±9.5)	5/15 (±7.6)	6/5 (±6.6)

Appendix 3. Estimated average date (month/day) when the sea surface temperature (SST) increased over 5, 8, 10, and 13°C at four coastal stations in the Nemuro region. Refer to Fig. 1 for SST observing stations.

Stations	Average date (±SD) when SST increased over			
	5 °C	8 °C	10 °C	13 °C
Rausu	5/30 (±7.6)	6/17 (±6.8)	6/29 (±6.6)	7/17 (±7.1)
Shibetsu	5/25 (±6.6)	6/13 (±5.3)	6/25 (±5.8)	7/14 (±7.8)
Betsukai	5/4 (±8.1)	5/31 (±5.9)	6/16 (±6.6)	7/10 (±8.4)
Habomai	5/12 (±10.1)	6/6 (±6.3)	6/24 (±7.2)	7/18 (±10.7)
Mean	5/20 (±12.9)	6/10 (±8.6)	6/24 (±7.8)	7/15 (±8.9)

Appendix 4. Estimated average date (month/day) when the sea surface temperature (SST) increased over 5, 8, 10, and 13°C at two coastal stations in the East Hokkaido Pacific region. Refer to Fig. 1 for SST observing stations.

Stations	Average date (±SD) when SST increased over			
	5 °C	8 °C	10 °C	13 °C
Konbumori	5/20 (±8.5)	6/17 (±4.9)	7/6 (±8.0)	8/13 (±16.8)
Hiroo	5/20 (±4.5)	6/7 (±10.9)	6/24 (±5.4)	7/19 (±5.4)
Mean	5/20 (±7.6)	6/14 (±8.6)	7/2 (±9.3)	8/6 (±18.6)

Appendix 5. Estimated average date (month/day) when the sea surface temperature (SST) increased over 5, 8, 10, and 13°C at three stations in the West Hokkaido Pacific region. Refer to Fig. 1 for SST observing stations.

Stations	Average date (±SD) when SST increased over			
	5 °C	8 °C	10 °C	13 °C
Shizunai	5/10 (±6.5)	6/1 (±6.8)	6/13 (±7.1)	7/3 (±8.0)
Shiraoi	4/29 (±6.4)	5/21 (±6.8)	6/3 (±6.4)	6/23 (±4.9)
Yakumo	4/20 (±8.1)	5/15 (±7.2)	5/30 (±7.5)	6/22 (±9.9)
Mean	5/1 (±11.2)	5/24 (±9.8)	6/6 (±9.3)	6/27 (±9.5)

Appendix 6. Estimated average date (month/day) when the sea surface temperature (SST) increased over 5, 8, 10, and 13°C at four coastal stations in the Honshu Pacific region. Refer to Fig. 1 for SST observing stations.

Station	Average date (±SD) when SST increased over			
	5 °C	8 °C	10 °C	13 °C
Shikkari	-	4/16 (±10.3)	5/11 (±7.3)	6/8 (±6.2)
Noda Bay	3/27 (±6.5)	4/26 (±10.6)	5/17 (±8.4)	6/12 (±7.4)
Hirota Bay	-	4/25 (±11.2)	5/15 (±11.8)	6/12 (±8.8)
Nakaminato	-	-	3/27 (±17.5)	5/ 4 (±11.0)
Total	3/27 (±6.5)	4/22 (±11.5)	5/12 (±13.9)	6/9 (±10.9)

Appendix 7. Estimated average date (month/day) when the sea surface temperature (SST) increased over 5, 8, 10, and 13°C at four coastal stations in the Honshu Sea of Japan region. Refer to Fig. 1 for SST observing stations.

Station	Average date (±SD) when SST increased over			
	5 °C	8 °C	10 °C	13 °C
Ajigasawa	-	3/26 (±7.5)	4/15 (±5.6)	5/8 (±3.9)
Oga	-	3/23 (±7.1)	4/12 (±4.4)	5/4 (±3.3)
Kamo Bay	-	3/12 (±9.5)	4/4 (±5.2)	4/27 (±4.2)
Himi	-	-	3/17 (±8.8)	4/23 (±4.3)
Mean	-	3/23 (±9.5)	4/8 (±11.9)	5/2 (±7.5)

水研センター研報，第39号，85－120，平成27年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 39, 85-120, 2015

日本系サケの生物学的特性

斎藤 寿彦[*1]・岡本 康孝[*1*2]・佐々木 系[*1*3]

Biological characteristics of chum salmon in Japan

Toshihiko SAITO[*1], Yasutaka OKAMOTO[*1*2], and Kei SASAKI[*1*3]

Abstract: To clarify the regional differences in biological characteristics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, inhabiting the northern Japan, the number of adult returns (coastal and river catches), peak of upriver migration (PUM), coastal sea surface temperature at the PUM, fork length of age 4 adults, age at maturity, egg diameter and fecundity of age 4 females were examined, on the basis of data collected in seven regions of northern Japan during the summer-winter of fiscal year 1994-2008. All biological characteristics showed clear differences among the regions or between some pairs of the ones, and some characteristics of river stocks appeared to change along latitudinal gradients. Particularly, the PUM, fork length, age at maturity, and egg diameter in river stocks along the Sea of Japan coast exhibited an abrupt change at the boundary of the Tsugaru Strait. In Hokkaido, the PUM was earlier as compared with previous observations made before 1960s, which probably resulted from artificial alterations of the run timing in many stocks. Consequently, the advanced PUM enforced fish to experience higher sea temperatures during their spawning migration. Egg diameter, standardized by grand mean of fish length of each stock, demonstrated a decreasing trend over the study period, although it was undeniable that a problem of the dataset might cause an apparent trend. Although some artificial alterations were recognized in biological characteristics of chum salmon stocks, this study demonstrated that regionally distinguishable traits are still present over the wide range of stocks in Japan.

Key words: life-history trait, latitudinal gradient, regional difference, river stock, artificial propagation

サケ *Oncorhynchus keta* は冬から初春にかけて河川で生まれ，浮上後，河川の融雪増水期の頃をピークに降海する。全てのサケは遡河回遊型（anadromy）の生活史を持ち，サクラマス *O. masou* のように河川残留型の個体が出現することはない。サケの祖先が，いつ，どの地域に出現したのかについては諸説あり，統一的な見解は未だに存在しない。今から200万年ほど前の更新世の時代にサルモ *Salmo* 属が日本海周辺で隔離されてサケ *Oncorynchus* 属に分化し，日本海から太平洋へと分布域を拡大したとする仮説（Neave, 1958）がある一方で，北アメリカ西部においてサケ属魚類とされる化石が発見されていることを論拠に，少なくとも600万年前の中新世の時代にはサケ属魚類が存在していたとする見方もある（Stearly and Smith, 1993）。サケ属７種の系統関係についても様々な系統仮説が提唱されているが，いくつかの共通点が認め

2014年11月14日受理（Received on November 14, 2014）
*1 独立行政法人水産総合研究センター北海道区水産研究所 〒062-0922 札幌市豊平区中の島２条２丁目（Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan）
*2 現在所属：水産総合研究センター北海道区水産研究所天塩さけます事業所 〒098-2243 北海道中川郡美深町西３条南４丁目１番地１（Hokkaido National Fisheries Research Institute, Teshio Field Station, West3-South4 Bifuka, Nakagawa-gun, Hokkadio 098-2243, Japan）
*3 現在所属：水産総合研究センター東北区水産研究所沿岸漁業資源研究センター 〒027-0097 岩手県宮古市崎山4-9-1（Present address: Tohoku National Fisheries Research Institute, Stock Enhancement and Aquaculture Division, 4-9-1 Sakiyama, Miyako, Iwate 027-0097, Japan）

られる。石黒・西田（2004）によれば，サケはカラフトマス *O. gorbuscha* と近縁で，これにベニザケ *O. nerka* を加えた3種が単系統を形成すること，ギンザケ *O. kisutch* とマスノスケ *O. tschawytscha* が近縁で単系統を示し，これが前述したサケなどのグループと姉妹群関係にあること，ニジマス *O. mykiss* とサクラマスはサケ属魚類の系統関係では基部に近いところで分岐したことなどである。しかし，ニジマスとサクラマスの相互関係や分岐順序について一定の見解は得られていない。

降海した日本系サケは，生まれた川（母川）周辺の沿岸域に滞留しながら成長し，尾叉長7～8 cmほどに成長すると陸地沿いの沿岸域を北上し始め（眞山ら，1982；入江，1990），7月下旬から8月上旬頃までに日本沿岸域から離岸し，オホーツク海へと移動する（Ueno and Ishida, 1996）。その後，西部北太平洋，ベーリング海，アラスカ湾などを1～7年かけて索餌回遊した後，成熟したサケは秋から冬にかけて再び日本沿岸域へ来遊し，母川に回帰して産卵するとその一生を終える（浦和，2000）。つまり，サケは再生産の場を河川に残しつつ，卵から降海するまでの数ヶ月と産卵のための僅かな時間を河川で過ごす他は，体成長のために多くの時間を海洋で過ごす生活史を進化の過程で獲得してきた。

サケの生活史は，個体の発生・成長速度，降海・回遊のタイミング，淡水や海洋での成長様式，成熟時期（成熟年齢），そ上・産卵のタイミング，繁殖投資（卵サイズおよび孕卵数），寿命などといった，様々な特性の連続で構成される。これら個々の特性は生活史形質（life-history traits）と呼ばれており，生活史形質には地域ごと，あるいは河川ごとに変異と多様性が存在する（例えば Salo, 1991; Quinn, 2005）。この生活史形質の変異と多様性の形成と維持には，サケが一生のうちで僅かな時間を過ごすに過ぎない河川での生活が，極めて重大な役割を果たしている。サケの「母川回帰性」ならびに母川や沿岸域などの生息環境への「適応」が，自然選択を通じて生活史形質を鋳造しているためである（Beacham and Murray, 1987）。

個々の生活史形質は互いに独立して進化してきたのではなく，いわばパッケージとして個体の適応度（子孫の残しやすさ）を最適化する方向で進化してきたと考えられる。太平洋サケ属魚類 *Oncorhynchus* spp. のそ上・産卵時期は遺伝的支配を強く受けている生活史形質であり（Quinn, 2005），多くの特に低緯度地域に生息する淡水魚類のように，餌環境や水質，気象条件，僅かな水温や日長の変化によって産卵時期が影響されることはない（Wootton, 1998）。これは，母川から遠く離れた海洋で成熟がはじまる太平洋サケ属魚類では，産卵数ヶ月前の海洋生活期に産卵場の環境を把握することは困難であるため，個々の河川集団が進化の過程で経験した長期的，平均的な産卵環境に適応してきた結果と考えられている（Quinn and Adams, 1996）。例えば，サケには夏サケと秋サケという，そ上・産卵時期の異なる系統が存在し，親魚の体サイズ，成熟年齢，孕卵数，卵サイズ，産卵場所選択といった様々な生活史形質に違いが存在する（Sano, 1966）。また，秋サケに限っても，そ上・産卵時期の早い群と遅い群では同様の変異が知られている（Salo, 1991）。一般に，サケの産卵時期は秋から冬にかけて4～5ヶ月に及ぶことも珍しくないのに対して，翌年の稚魚の降海時期はより短い期間に集中する傾向がある（Beacham and Murray, 1986）。これは，サケが産卵場所および産卵時期に適した生活史形質を進化させることで，子の浮上・降海タイミングを生残に適した時期にある程度収斂させていることを意味する。すなわち，サケの生活史形質に認められる変異と多様性は，サケが様々な河川環境に適応してきた帰結であると言える。

そ上・産卵時期が遺伝的な影響を強く受けるというサケの生物学的特性は，サケのふ化放流事業が盛んになると，意図的・非意図的にそ上・産卵時期の改変をひき起すことにも繋がった。例えば，1888年からサケのふ化放流がおこなわれている北海道の石狩川水系では，従来，前期（10月）と後期（12月以降）にそ上盛期が認められていたが，1937年頃から後期群が激減し，1939年以降は前期のそ上盛期のみが顕在化したという（大屋，1954a）。石狩川の後期群減少については，河川改修の影響（大屋，1954a），春季の灌漑取水に伴う後期群稚魚の減耗（菊地，1955）のほか，親魚の捕獲・採卵時期の変化（菊地，1955）が指摘されている。また，岩手県のサケ資源は，11月下旬～12月中旬に来遊が集中する後期偏重型の資源構造を持つが（宇部，1992），漁期の平準化と肉質の良い資源造成を目的に，北海道卵の移植等によって早期群（10月までに海面で漁獲されるサケ）の増産が図られた（小川，2010）。その結果，1970年頃には全漁獲量の8％に過ぎなかった早期群が1990年代には23%まで増加し，漁獲盛期も3旬早くなった（小川，2010）。このような人為的な産卵時期の改変は，岩手県のみならず，以前は北海道から本州まで広範囲で行われており，サケ種卵移植の記録は平成8（1996）年度まで確認することができる（水産庁北海道さけ・ますふ化場，1997）。その後，遺伝的多様性および系群に配慮したふ化放流の実践や野生集団の重要性が指摘されるようになり（長澤，1992；帰山・眞山，1996），広域的な移植は控えられるようになっ

たが，近隣地域の移植は現在も続いている（Morita *et al.*, 2006）。また，移植を伴わなくとも，人間側の都合で時期別の採卵割合をコントロールすることも行われている。その結果，サケのそ上・産卵時期は，各河川のサケが本来有していた姿からかけ離れることになった（眞山，1986）。つまり，進化の過程で鋳造されてきた様々な生活史形質の変異と多様性が，人為的に改変されてきた可能性が高い。

ところが，日本系サケの集団遺伝学的構造をマイクロサテライトDNAで調べた最近の研究によると，日本には7つのサケ地域個体群（オホーツク，北海道日本海，根室，えりも以東，えりも以西，本州太平洋および本州日本海）が存在することが明らかにされた（Beacham *et al.*, 2008）。さらに，一部のサケ河川集団では過去の移植放流の影響が認められるものの，日本のサケは他の環太平洋サケ集団と比べても高い遺伝的多様性を維持しているという（Sato *et al.*, 2004; Beacham *et al.*, 2008）。一般に，淡水魚類や遡河性魚類の遺伝的多様性には緯度クラインが存在し，高緯度地域の集団において遺伝的多様性は減少傾向を示す（Bernatchez and Wilson, 1998; Hesselman *et al.*, 2013）。日本のサケは本種の自然分布の南限域に位置するために他の高緯度地域のサケ集団よりも高い遺伝的多様性を保持している可能性も否定できない。しかしながら，日本でサケの人工ふ化放流が開始されて130年以上が経過してもなお地域個体群が存在するという事実は，それぞれの地域に適応したサケが失われていない可能性を示唆する。

これまで日本系サケの生活史形質を扱った学術論文として，アジア系サケに関する総説（Sano, 1966），北海道サケ河川集団間における漁獲時期，そ上時期，形態，卵サイズおよび孕卵数，年齢等を記載した論文（佐野・久保，1946，1947；三原ら，1951；大屋，1954b；渡辺，1955；佐野，1959；Kaeriyama, 1989, 帰山・浦和，1990；Kaeriyama and Edpalina, 2004），本州サケ河川集団のそ上時期を議論した論文（Okazaki, 1982）などが知られている。また，水産庁北海道さけ・ますふ化場（現，独立行政法人水産総合研究センター北海道区水産研究所：以下，北水研）では，1994年度から2008年度までSalmon Databaseを発刊し，このなかで日本系サケ・マス類の沿岸漁獲数，河川捕獲数，年齢組成，卵径および孕卵数などのデータを掲載してきた。しかし，Salmon Databaseは北海道から本州までのデータを網羅しているものの，データベースという性質上，単年度ごとのデータ集として編纂されており，地域ごと，あるいは河川ごとの生活史形質の比較が十分行われてはこなかった。また，北海道のサケ河川集団について，かつては盛んに研究が行なわれていたが，多くは1960年以前の，数年間の観察に基づくものであり，資源が高水準になった1990年以降の状況について，まとめたものは存在しない。すなわち，本州を含めた日本系サケ全体について，生活史形質の特徴を俯瞰し，地域特性を議論した研究はこれまで皆無であった。

長らく，日本のサケ来遊資源の大部分は人工ふ化放流起源であると言われてきた（Kaeriyama, 1989; Mayama and Ishida, 2003）。最近になり，北海道においてサケが自然再生産している河川が多数存在することが報告され（Miyakoshi *et al.*, 2012），自然再生産由来のサケがある程度来遊資源の中に存在することが推察される。しかし，北水研等が実施する耳石温度標識の回収結果をみても（北水研，未発表），依然ふ化放流由来のサケが来遊資源の大きな割合を占めることは疑いない。ふ化放流により資源造成を図る以上，資源に人為的なインパクトを与えてしまうリスクはゼロにはならないが，リスクを軽減し，悪影響が生じた場合には迅速に対応することが望まれる。そのためには，遺伝的特性のみならず，日本系サケの生物学的特性について現状を把握し，定期的に過去との比較を行うことが必要である。特に，地球温暖化等の環境変化が水産生物に与える影響が懸念される現在（独立行政法人水産総合研究センター，2009），分布南限域に生息する日本系サケ（Salo, 1991）が，環境変化にどのように応答するのかをモニターすることは，種の保全と永続的な利用を図るために我が国が担うべき重要な役割であると考える。今後，温暖化が進行すれば，サケの分布域が大きく変化することも予想されるが（石田，2009），このときふ化放流などの人為的営みがサケの分布域の消失に拍車をかけることがあってはならない。

本研究では，日本系サケ資源が高水準に達した1990年代半ばから2000年代の時期を中心に，漁業資源造成のためふ化放流が実施されている茨城県ならびに石川県以北のサケ集団について，沿岸および河川への来遊時期，体サイズ，成熟年齢，卵径，孕卵数などの生活史形質の諸特性をとりまとめた。また，これら生活史特性について地域間比較を行ない，地域的な特徴を明らかにすることを目的とした。

試料と方法

旧水産庁北海道さけ・ますふ化場（その後組織改編に伴い，水産庁さけます資源管理センター，独立行政法人さけます資源管理センター，独立行政法人さ

けますセンターと変遷し，2011年4月より現在の北水研に統合）では，1994年度から2006年度まで，日本系サケの資源動態ならびに繁殖形質に関するデータを単年度ごとにSalmon Database「資源生物モニタリング編」として発刊してきた。このデータベース集では，水系単位の旬別河川捕獲数，漁業協同組合単位の沿岸漁獲数および漁獲重量，主要な水系の年齢組成および繁殖形質（卵径および孕卵数）といった情報が公表されている。これらSalmon Databaseに掲載される内容は，旧水産庁北海道さけ・ますふ化場に端を発する組織が自ら収集したデータのみならず，道県の行政および試験研究機関，独立行政法人水産総合研究センター東北区水産研究所，同日本海区水産研究所が収集したデータも用いられている。そのため，冊子体としてのSalmon Databaseは2006年度までの発刊で終了しているものの，その後も2008年度までのデータは電子媒体としてこれら関係組織間で情報共有が図られている（2012年3月現在）。また，サケの年齢査定には，背鰭後端から尻鰭前端までの体側で，かつ側線付近の上下数列の鱗を使って調べられることが一般的であるが，通常，採鱗とあわせて魚体測定（性別，尾叉長および体重）が行われる。そのため，Salmon Databaseに常時掲載されている訳ではないが，年齢査定時に採鱗が行われた個体では，魚体測定データも存在している場合が多い。本研究では，これらSalmon Databaseのために収集されてきたデータを用いて，総漁獲数（沿岸漁獲数と河川捕獲数の合計），沿岸漁獲数，河川捕獲数，回帰親魚の尾叉長，成熟年齢，卵径および孕卵数について，地域および河川ごとの特徴，経年変化を調べた。

本研究で扱う「地域」とは，北海道の5海区（括弧内は略記）—オホーツク海区（OH），北日本海区（SJ），根室海区（NE），えりも以東海区（EP）およびえりも以西海区（WP）—と，本州の2地域（同，略記）—本州太平洋（HP）および本州日本海（HSJ）—の合計7区分とした（Fig. 1）。これらの地域区分は，Beacham *et al.*（2008）が遺伝的手法により明らかにした日本系サケの地域個体群にほぼ一致する。本研究では，上記のサケ生活史形質について地域的な特徴を記載することが目的のひとつであるが，その一方でサケは母川回帰性を持つゆえに，再生産（人工ふ化放流）は水系を基本単位として捉えるべき事象である。個々の水系に生息するサケの特性を無視し，地域ごとに平均化することは，個々の水系の環境に適応してきた生活史形質の変異と多様性の姿を覆い隠してしまう危険性がある。そのため，いくつかの生活史形質については，個々の水系における観測値を当該河川の河口位置（緯度）に沿ってグラフ化し，環境の緯度傾度に応じて生活史形質がどのように変化するかを調べた。1994～2008年度までにSalmon Databaseに何らかのデータが掲載された水系は全国で257水系に及ぶ（Fig. 1, Appendix）。そこで，これら水系の河口位置（緯度および経度）を，国土地理院の電子国土Webシステム（http://portal.cyberjapan.jp/）で調べて水系ごとの分析に用いた（Appendix）。なお，環境の緯度傾度と生活史形質の比較では，緯度の違いに対応した生活史形質の変化をより明瞭に把握する目的で，前述7地域別の比較ではなく海域別の比較，すなわち，オホーツク海（OHおよびNE），太平洋（EP,WPおよびHP），日本海（SJおよびHSJ）の比較を行った。以下，項目別に記載内容および分析方法について説明する。

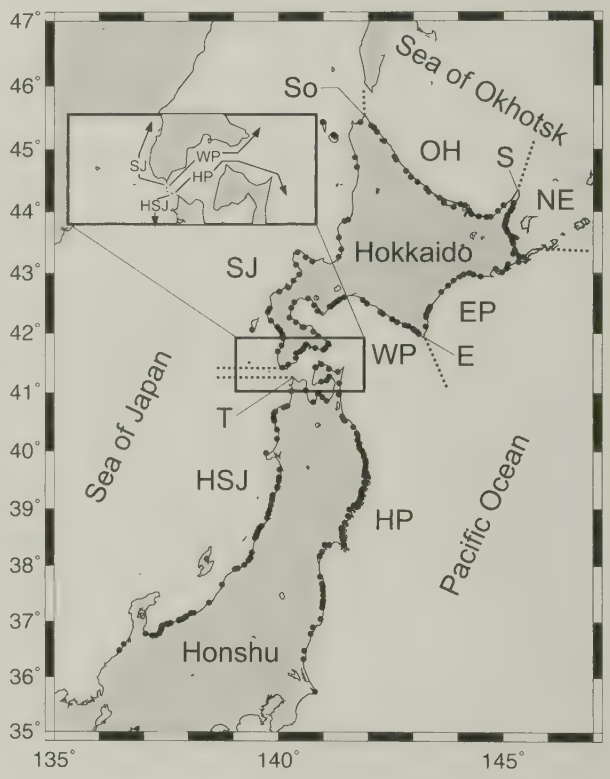


Fig. 1. Map showing regional boundaries (dashed lines) and locations of river mouth (filled circles) in which chum salmon stocks were examined in this study. Details of the river-mouth locations are shown in Appendix. Abbreviations of the regions are as follows: OH, Okhotsk region; SJ, Sea of Japan region; NE, Nemuro region; EP, East Hokkaido Pacific region; WP, West Hokkaido Pacific region; HP, Honshu Pacific region; HSJ, Honshu Sea of Japan region. The abbreviations, So, S, E, and T, indicate the Soya Strait, the Shiretoko Peninsula, the Erimo Peninsula, and Tappi Peninsula, respectively.

総漁獲数 水産生物の資源水準を評価する場合，過去20年以上の漁獲数の推移などから判断することが一般的となっている（例えば，水産庁；http://abchan.job.affrc.go.jp/）。ふ化放流事業によって資源が造成されている日本系サケの場合，長期的な資源水準の変遷には放流数が密接に関係している可能性がある。日本系サケの放流数は1970年代半ばから急激に増加し，1980年代前半に18～21億尾ほどに達すると，それ以降現在までほぼ一定に維持されている（北水研；http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/ok_relret.htm）。そのため，長期的な日本系サケ資源の変遷を把握することを目的に，総漁獲数（沿岸漁獲数と河川捕獲数の合計）については放流数が急激に増加した1970年代と，放流数が一定になった1980年から2010年までを地域別にとりまとめた。Salmon Databaseが発刊されていなかった1993年以前の総漁獲数は，水産庁北海道さけ・ますふ化場の事業成績書（昭和45～平成５年度）を参照した。2009および2010年度の総漁獲数は一部地域で確定値になっていないため，2012年２月末時点で入手可能な最新の速報値（北水研；http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/H23salmon/h23salmon.htm）を使用した。また，来遊資源の変動傾向を把握するために，総漁獲数を構成する沿岸漁獲数と河川捕獲数ごとに，1970～2000年代までの変動係数を，年代別，地域別に算出した。生物資源の経時的変動を示す指標には様々な方法が知られており（Gaston and McArdle, 1994），経時的なトレンドの影響を除去した上で変動を議論（すなわち，経時的トレンド周辺における変動を議論）することもあるが，本研究では各年代の経時的なトレンドを除去せずに変動係数を算出した。なお，本研究で扱っている総漁獲数とは，これまで我が国のサケマス類を扱った研究論文や報告書などで用いられてきた「来遊数」と同じ意味である。しかし最近の研究により，これまで人工ふ化放流魚が大半と考えられてきた日本系サケにも野生魚が含まることが明らかになってきた（森田ら，2013）。また，人工ふ化放流事業のためにウライ等の捕獲施設で親魚の捕獲が実施されていない河川でもサケの自然産卵は確認されているが（Miyakoshi *et al.*, 2012），本研究で扱った河川捕獲数には非捕獲河川における野生魚の情報は含まれていない。このような最近の知見から，総回帰資源数を意味する「来遊数」に代わり，本研究では総漁獲数という用語を用いた。

沿岸漁獲数 地域ごとの平均的な沿岸漁獲数の推移を把握するために，1994～2008年度までの旬別沿岸漁獲数の平均値および標準偏差を算出した。

河川捕獲数 地域ごとの平均的な河川捕獲数の推移を把握するために，1994～2008年度までの旬別河川捕獲数の平均値および標準偏差を算出した。また，水系ごとに，各年度の河川捕獲数が当該年度の全河川捕獲数の50%に到達する旬を「50%河川そ上時期」として求め，最頻値と範囲（最早旬－最晩旬）を調べた。本研究では，この「50%河川そ上時期」を河川そ上の盛期として扱った。一般に，河川での捕獲はウライや捕魚車（インディアン水車）といった捕獲施設で行われることが多いが，捕獲効率を考慮してこれら捕獲施設はそ上盛期を中心に設置される（森田ら，2013）。そのため，ここでの河川捕獲数には，捕獲施設の稼働期間外のそ上初期や晩期にそ上する傾向のある野生魚（森田ら，2013）の捕獲数は反映されていない可能性がある。また，各水系の50%河川そ上時期が観察されたときの沿岸表面海水温（以下，SST）を把握し，そ上盛期における表面海水温を地域ごとに集計した。具体的には，各水系の河口位置（緯度・経度，Appendix 参照）と気象庁の旬平均海水温のデータベース（NEAR-GOOS Regional Real Time Data Base；http://goos.kishou.go.jp/）から，河口に最も近い海域における当該年，当該旬のSSTを抽出した。なお，今回使った旬平均SSTは，緯度･経度１度メッシュごとに編纂されているため，水系によっては河口近傍のSSTが陸地として処理されているケースがあった。その場合，その水系はSSTの集計から除外した。

体サイズ 回帰したサケ親魚の体サイズを，地域ごと，回帰年ごとに把握するために，回帰魚の主体となる４年魚の尾叉長について雌雄別の平均値と標準偏差を算出した。ただし，本州の水系については魚体測定データが1999年度以降しか存在しないため，1999～2008年に４年魚として回帰したサケの尾叉長データを計算に用いた。水系別の体サイズの特徴を明らかにするために，雌雄別の４年魚の尾叉長および標準偏差を各水系の河口緯度に対してグラフ化した。

成熟年齢 年度別，水系別の年齢組成が調査されている河川集団を対象に，年齢組成を当該年度の全河川捕獲数に引き延ばすことにより，年齢別の河川捕獲数を算出した。この計算は，雌雄別の年齢組成が公表されるようになった1998年度以降を対象に，雌雄別に実施した。日本系サケの回帰年齢は２～８年魚と幅があるが，同一年級群に着目した場合，７年魚以上の高齢魚の出現は極めて少ない（Saito and Nagasawa, 2009）。そこで本研究では，水系別，雌雄別に２～６年魚までの年齢別河川捕獲を年級群ごとに集計し，２～６年魚の河川捕獲数が全て算出された年級群についてのみ成熟年齢を計算した。すなわち，成熟年齢の計算対象となる年級群は，1998年度に２年魚として回帰した1996年級群から，2008年度に６年魚として回帰し

た2002年級群までとなる。具体的な成熟年齢の算出には，以下の計算式を用いた。

$$Age_{ijk}=(2\times R_{2ijk}+3\times R_{3ijk}+\cdots 6\times R_{6ijk})\Big/\sum_{a=2}^{6}R_{aijk}$$

ここで，Age_{ijk}は水系iにおける年級群jの雌雄k（ただし，kはオスあるいはメス）の平均成熟年齢を，Raijkは水系iの年級群jに属する雌雄kのうちa年魚（ただし，$a=2\sim6$）として河川で捕獲された尾数（河川捕獲数）をそれぞれ表わす。

算出した水系別，年級群別，雌雄別の成熟年齢から，地域ごとの平均成熟年齢を1996～2002年級群についてまとめるとともに，水系ごとの成熟年齢の平均値と標準偏差を各水系の河口緯度に対してグラフ化した。

繁殖形質　Salmon Database「資源生物モニタリング」では，繁殖形質としてメス親魚の卵径および孕卵数が日本各地の水系で調べられてきた。繁殖形質の調査では，供試魚の尾叉長と体重が測定され，年齢査定のために採鱗が行われた後に卵の全重量（以下，GW）が1g単位で計測された。孕卵数は直接法もしくは間接法で算出されている。直接法とは，供試魚の卵数全てを数える方法であり，間接法とは，個体ごとに一部の卵（300粒前後）を抽出して重量GWp（1g単位）を測定し，抽出した卵の総数Npを計数したのちにNp×GW/GWpから孕卵数を算出する方法である。卵径は容積法あるいはスケール法により算出されている。容積法とは，採集した卵を1時間吸水させたのち，抽出した卵N個の表面に付着した水分を取り除いて既知の量の水の入ったメスシリンダーに入れて体積の増加分Vを測定し，$2\{3(V/N)/4\pi\}^{1/3}$によって平均直径（mm）を算出する方法である。スケール法とは，1列に並べた10粒程度の卵の長さから平均卵径を算定する方法であり，通常この操作を30回以上実施し，その平均値を卵径として用いる。

卵径および孕卵数は，ともに個体の体サイズの影響を受けやすい形質であることが知られており（Beacham, 2010），これらの形質の経年変化等を比較する場合，経年的に変化する体サイズの影響を統計学的に制御する必要が指摘されている。本研究では既往の文献に従い，以下の計算式を使って繁殖形質の観測値を標準化した（Beacham, 2010）。

$$E_s=E_o(L_m/L_o)^b$$

E_sおよびE_oは，標準化および観測された個体の繁殖形質値（卵径もしくは孕卵数）を，L_mは当該水系の個体群におけるメスの平均尾叉長を，L_oは観測された個体の尾叉長を，そしてbは水系ごとにLog e (L_o)に対してLog e (E_o)を回帰させた時の傾きをそれぞれ表わす。傾きbが統計学的に有意と見なされなかった場合，その水系の測定値は分析から除外した。本研究では，主群である4年魚についてのみ分析を行ない，各水系のL_mは繁殖形質調査に供された全ての4年魚の平均値（水系ごとの平均値）を用いた。なお，Salmon Databaseとして収集されてきたデータセットには，入力ミスもしくは繁殖形質調査に相応しくない個体を測定したと思われる測定データが含まれていた。繁殖形質調査に相応しくない個体とは，例えば供試魚として測定される以前に既に放卵したことが疑われるような魚であり，そのような個体の孕卵数は極端に少なくなっていた。

そこで，これらの外れ値を取り除くために，全水系の供試魚についてLog e (L_o)に対してLog e (E_o)を回帰させ，その回帰直線からの標準残差（平均0，標準偏差1）が絶対値で3を超えた個体のデータは，外れ値として本研究の解析から除外した。

統計学的分析　本研究の目的は，生活史形質に地域的な違いが認められるかどうかを検討することにある。そこで，50%河川そ上時期のときの沿岸SST，4年魚の平均尾叉長，成熟年齢，卵径および孕卵数について，次の一般線形モデル（General linear model：GLM）で，地域，年（あるいは年級），性別，水系の違いに起因する効果を評価した。

$$Obs_{ijklm}=\mu+Region_i+Year_j+Sex_k+River_{(i)l}+e_{ijklm}$$

Obs_{ijklm}は上記の生活史形質のいずれかの観測値，μは当該生活史形質の平均値，$Region_i$は地域（i=OH～HSJの7地域），$Year_j$は年度（あるいは年級群）（j=1994～2008，年級群の場合はj=1996～2002），Sex_kは性別（k=オス又はメス），$River_{(i)l}$は水系（水系lは生活史形質により異なる），e_{ijklm}はグループ$ijklm$におけるm番目の観測値の誤差をそれぞれ表わす。なお，水系は地域ごとに選定されていること，年によって調査水系が異なることなどの理由から，水系を独立した変数として扱うのではなく，より上位の変数である地域の入れ子になったモデルを構築した。$River_{(i)l}$の添字$(i)l$は，この変数が地域の入れ子になっていることを意味する。全ての変数は固定要因として扱い，変数間の交互作用は検討しなかった。また，$Year_j$はカテゴリカル型の変数として扱った。本解析の結果，地域の効果が認められた場合にはBonferroniの修正による多重比較を実施し，当該生活史形質に関してどの地域間に違いが認められるのかを検討した。なお，卵径および孕卵数はメス特有の形質であることから，上記のGLM分析において性別（Sex_k）の変数はモデルから除外した。

50%河川そ上時期，平均尾叉長，成熟年齢，卵径および孕卵数が，各水系の緯度の違いに応じて変遷しているのかを調べるために，オホーツク海（OHおよびNE），太平洋（EP，WPおよびHP），日本海（SJおよびHSJ）の3海域別に，各水系の平均値と緯度との関係をSpearmanの順位相関で調べた。同様の相関分析（Pearsonの相関分析あるいはSpearmanの順位相関分析）を雌雄間でも行ない，緯度に応じた変化が雌雄で同じ傾向を示すのかを検討した。また，地域ごとに生活史形質の年変化（年度もしくは年級群）について，雌雄の変動が類似のパターンを示すか否かについても相関分析で検討した。さらに，生活史形質の経年値と年度あるいは年級群との間でSpearmanの順位相関を行うことにより，経年的な増加あるいは減少トレンドの有無を判定した。この分析で有意な傾向が確認された場合には，上記GLMのYear変数のパラメータ推定値についても経年トレンドの有無を調べた。このパラメータ推定値は，他の要因（Region, Sex, River）の影響を統計学的に制御したときのYear変数の効果を推定したものであることから，Year変数のパラメータ推定値に統計学的に有意な増加もしくは減少傾向が確認された場合，日本系サケ全体で当該生活史形質に経年的なトレンドが存在する可能性を示唆する。

全ての統計解析は両側検定で行ない，帰無仮説が棄却される限界値（有意水準α）は0.05とした。本研究の統計解析はSPSS Statistics（バージョン17.0，エス・ピー・エス・エス株式会社，東京）およびそのオプション（Advanced Statistics）を用いて行った。

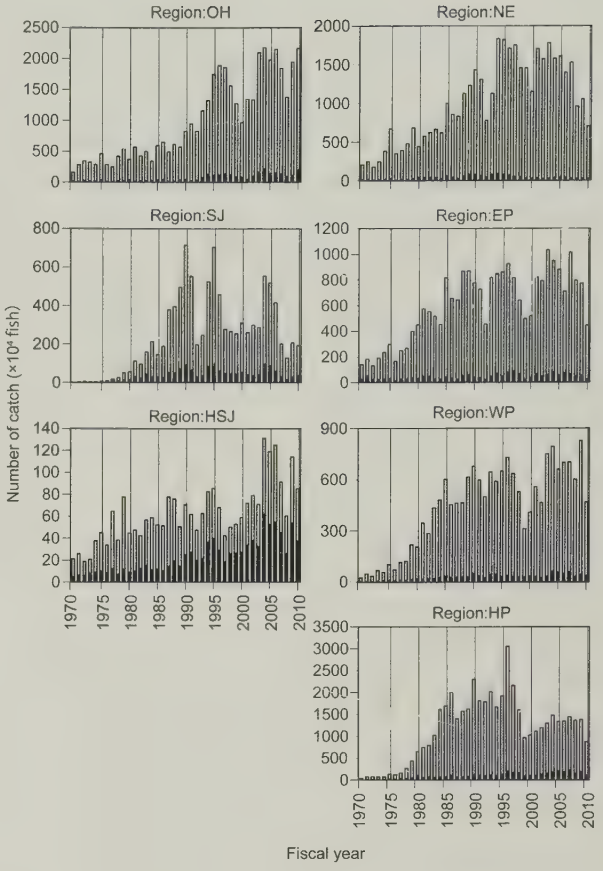


Fig. 2. Number of adult returns of chum salmon during 1970 and 2010 in Japan. Open and black bars represent coastal catch and river catch, respectively. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

結　果

総漁獲数，沿岸漁獲数および河川捕獲数　日本各地のサケ総漁獲数は1970年代半ばから1980年代にかけて急激に増加し，2000年代まで高い来遊水準を維持してきた（Fig. 2）。しかし，地域ごとにみると，総漁獲数には大きな地域間格差が存在している。1970～2010年の総漁獲数を比較すると，地域的に総漁獲数が多いのはオホーツク海区（OH），根室海区（NE）そして本州太平洋（HP）であり，この3地域で全国総漁獲数の62.8～76.8%を占めていた。本州太平洋の総漁獲数は，1980～1998年度まで1994年度を除いて全国で最も多かった（1994年は2番目）。しかし，1999年に総漁獲数が971万尾まで大きく落ち込むと，それ以降1000万～1500万尾の水準で比較安定していたが，2011年には876万尾まで減少した。2000年代に最も総漁獲数が多かったのはオホーツク海区であり，この間，全国の総漁獲数の21.8～31.4%を占めていたが，2010年度には43.9%まで割合が増加した。一方，日本海側の北日本海区（SJ）および本州日本海（HSJ）は総漁獲数の少ない地域であり，1980年代以降ではそれぞれ全国6番目および7番目になる年が多かった。しかし，2004年度以降，本州日本海の総漁獲数は80万尾を越える年度が多くなっており，以前よりも総漁獲数は増加傾向を示している。北日本海区では，2004～2006年度まで総漁獲数が増加した時期があったものの，2007年以降総漁獲数が低迷している。

全ての地域で，総漁獲数の大きな部分は沿岸漁獲によるものであった。総漁獲数に占める河川捕獲数の割合が最も大きな地域は本州日本海であり，1990年代以降の河川捕獲数の割合は34.6～52.0%であった。北日本海区も比較的河川捕獲の割合が高く，1990年以降その割合は11.6～18.7%で推移した。本州太平洋における河川捕獲の割合は1990年代には平均7.0%（範囲5.4～10.4%）であったのに対して，2000年代は平均12.4%（範囲9.7～15.4%）になっており，河川捕獲の割合が増

加した。その他の地域では，来遊資源水準の低かった1970年代には河川捕獲割合の高い年度が散見されたものの，1980年代以降では概ね10%未満であった。

沿岸漁獲および河川捕獲の変動係数を年代別に比較すると，いずれの地域においても，資源水準が急激に増加した1970年代の変動係数が大きくなっていた（Table 1）。そして資源が高水準に達した1990年代および2000年代には，多くの地域で変動係数は小さくなる傾向を示した。特に，本州太平洋では2000年代の沿岸漁獲数の変動係数が小さくなっており，漁獲の年変動が小さかったことが窺える。

旬別の平均漁獲数の推移をみると，各地域の漁獲時期の特性に地理的な共通点が見受けられた（Fig. 3）。オホーツク海区，根室海区，えりも以東海区および北日本海区では，漁獲のピークが9月下旬～10月上旬と早いのに対して，同じ北海道のえりも以西海区では，比較的漁獲数のまとまる時期が9月下旬から11月上旬頃まで長期にわたっており，他の4海区のように明瞭なピークが観察されなかった。本州太平洋では，11月下旬に沿岸漁獲のピークが認められた。一方，本州日本海では，11月中～下旬に最も漁獲が多くなったが，それ以前の10月下旬にも小さなピークがみられた。

旬別の平均河川捕獲数から，北海道のオホーツク海区，根室海区，えりも以東海区および北日本海区では，捕獲の盛期は10月であることが窺えた（Fig. 4）。これらの地域では，11月にはいると河川捕獲数が急激に減少しているが，その傾向は北日本海区で顕著であった。これら4地域とは対照的に，えりも以西海区では河川捕獲の盛期が11月に形成されていた。一方，本州では，北海道の5地域よりも河川捕獲時期がさらに遅かった。本州太平洋では，河川捕獲数が11～12月にかけて多く，捕獲ピークは12月上～中旬であった。本州日本海では，12月上旬の河川捕獲数が最も多かったが，11月上旬にも河川捕獲がやや突出していた。

河川そ上ピーク　各水系の50%河川そ上時期を，水系河口の緯度に対してプロットしたところ，いくつかの特徴を捉えることができた（Fig. 5）。オホーツク海側（OHおよびNE）では，50%河川そ上時期のモードと緯度との間に，雌雄とも有意な相関は観察されなかった（Table 2）。しかし，Fig. 5をみると，知床半島突端の緯度（北緯44°20′41.2″）と同等の河口緯度を持つ水系ではそ上時期が遅く，この緯度から高緯度側あるいは低緯度側に離れるに従って50%河川そ上時期が早くなっている可能性が考えられた。そこで，知床半島突端の緯度と最も河口緯度が近かった藻別川（北緯44°19′40.1″）を境界に，データセットを分離し，再度50%河川そ上時期と緯度との関係を分析した。その結果，藻別川河口の緯度よりも低緯度に位置する水系では，雌雄ともに50%河川そ上時期と緯度の間に有意な相関は認められなかったが（Spearmanの順位相関：［メス］$\rho=-0.056$, $n=26$, $p>0.05$；［オス］$\rho=0.269$, $n=26$, $p>0.05$），高緯度側に位置する水系では両者に有意な負の相関がみられた（Spearmanの順位相関：［メス］$\rho=-0.767$, $n=11$, $p<0.01$；［オス］$\rho=-0.757$, $n=11$, $p<0.01$）。すなわち，オホーツク海側において，藻別川よりも高緯度に河口を持つ水系では河川そ上時期が早くなる傾向があることが示唆された。

太平洋側についても同様な分析を行ったところ，雌雄とも50%そ上時期のモードと河口緯度には有意な負の相関がみられた（Table 2）。太平洋側の水系で最もそ上時期が遅いのは岩手県の津軽石川（河口緯度：北緯39°35′15.3″）であり，最も遅かった50%河川そ上時

Table 1. Coefficient of variation (CV) for coastal and river catches of chum salmon in northern Japan during 1970 and 2010. The abbreviations of regions are shown in Fig. 1.

	Period	Region						
		Sea of Japan coast		Okhotsk Sea coast		Pacific coast		
		HSJ	SJ	OH	NE	EP	WP	HP
River catch	1970s	0.29	0.85	0.49	0.39	0.36	0.53	0.49
	1980s	0.24	0.47	0.37	0.34	0.30	0.24	0.19
	1990s	0.25	0.41	0.47	0.28	0.42	0.23	0.27
	2000s	0.30	0.53	0.39	0.17	0.22	0.30	0.26
Coastal catch	1970s	0.58	1.44	0.33	0.48	0.40	0.68	0.88
	1980s	0.24	0.70	0.21	0.33	0.26	0.30	0.38
	1990s	0.26	0.43	0.28	0.25	0.22	0.21	0.29
	2000s	0.31	0.42	0.24	0.20	0.19	0.22	0.10

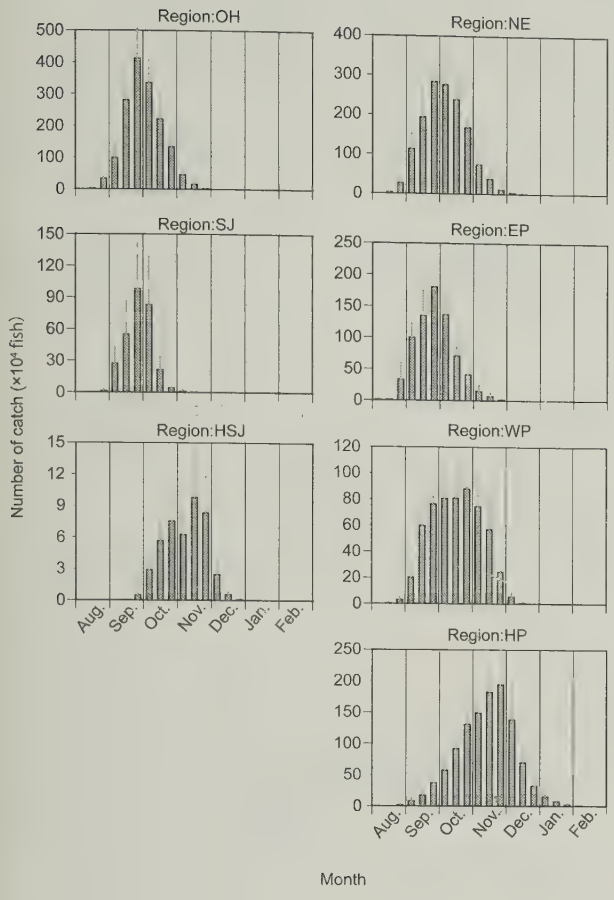


Fig. 3. Mean coastal catches of chum salmon by regions in the period of fiscal year 1994-2008. Bars indicate standard deviations. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

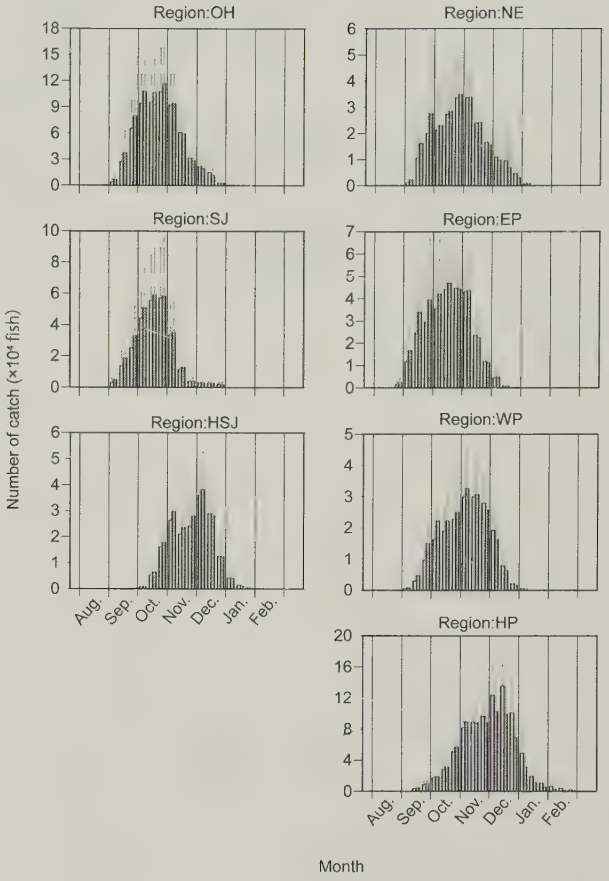


Fig. 4. Mean river catches of chum salmon by regions in the period of fiscal year 1994-2008. Open and shaded bars show female and male, respectively. Bars indicate standard deviations. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

期はメスが1月上旬，オスが12月下旬であった。Fig. 5では，津軽石川近傍の水系を頂点に，それよりも高緯度あるいは低緯度に位置する水系において，河川そ上のピークが早まる傾向が窺えた。そこで，先ほどと同様に津軽石川を境界にデータセットを分離して再分析した。太平洋側では，津軽石川よりも高緯度に位置する水系において50%河川そ上時期と緯度には有意な負の相関がみられ（Spearmanの順位相関：[メス] $\rho=-0.632$, $n=81$, $p<0.01$；[オス] $\rho=-0.623$, $n=81$, $p<0.01$），反対に津軽石川よりも低緯度に位置する水系では両者に有意な正の相関が存在した（Spearmanの順位相関：[メス] $\rho=0.619$, $n=47$, $p<0.01$；[オス] $\rho=0.493$, $n=47$, $p<0.05$）。つまり，太平洋側では津軽石川付近の河川そ上時期が最も遅く，それよりも高緯度もしくは低緯度に向かうに連れてそ上時期は早くなる傾向が認められた。

日本海側でも，河川の50%そ上時期と水系の河口緯度には有意な負の相関が認められた（Table 2）。日本海側の場合，太平洋側のように，特定の水系においてそ上時期が最も遅く，その水系から離れるに従ってそ上時期が早くなるような傾向は認められなかった。しかしFig. 5から，本州の竜飛岬（Fig. 5の破線T，北緯41°15' 40.2"）を境界に，それよりも高緯度側（北日本海区に相当）と低緯度側（本州日本海に相当）において，50%河川そ上時期が極めて明瞭に異なることが明らかになった。

Fig. 5に示した水系ごとの50%河川そ上時期について，雌雄間で相関分析を行った結果，いずれの海域においても有意な正の相関が得られた（Spearmanの順位相関：[オホーツク海] $\rho=0.859$, $n=37$, $p<0.01$；[太平洋] $\rho=0.932$, $n=128$, $p<0.01$；[日本海] $\rho=0.946$, $n=92$, $p<0.01$）。このことから，緯度傾度に伴うそ上時期の変化は雌雄間で同じような傾向を示すと考えられた。

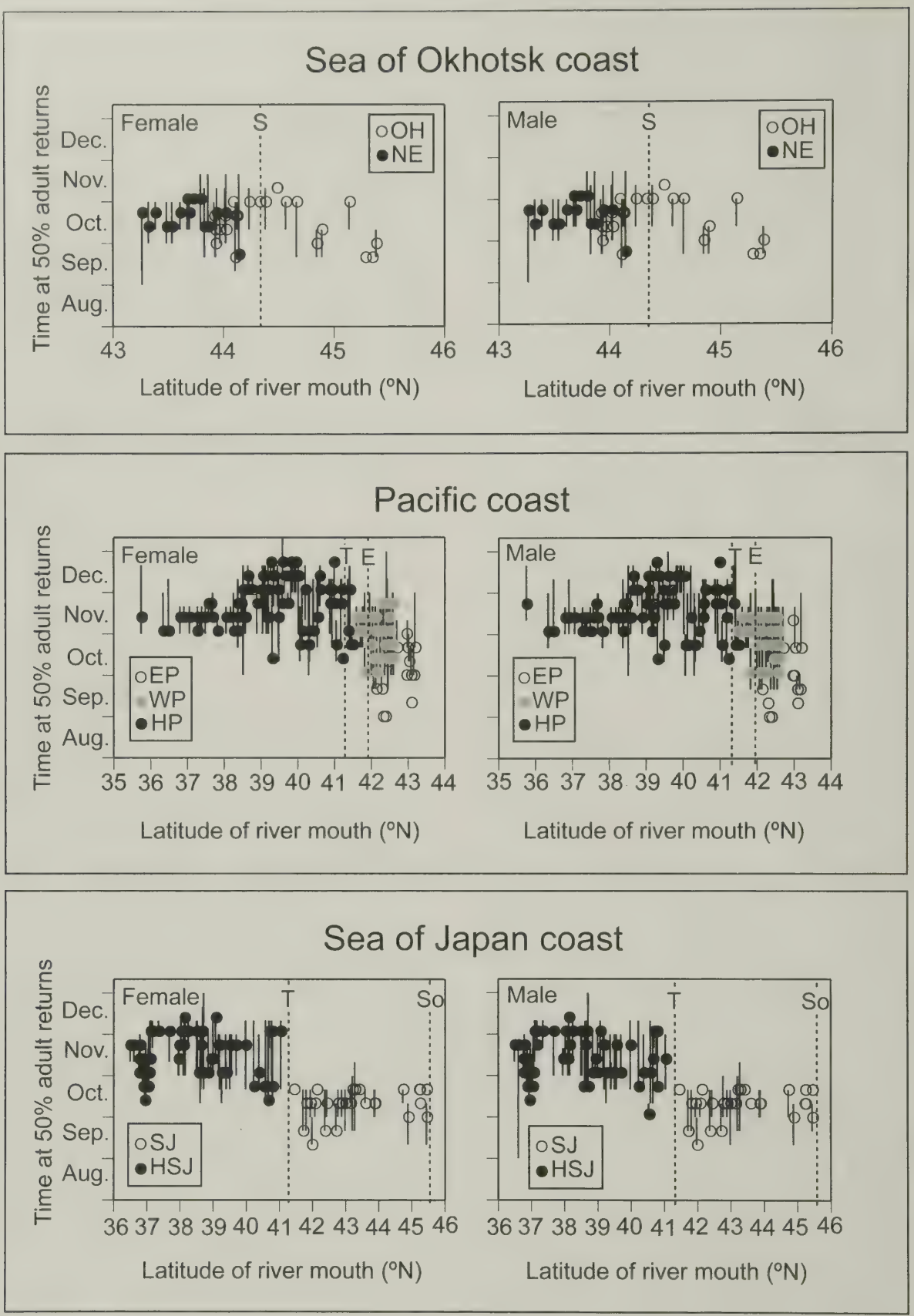


Fig. 5. The relationship between latitude of river mouth and time of 50% adult chum salmon returning to the natal river. Abbreviations of the regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. Bars indicate ranges of the 50% adult returns during 1994 and 2008. Abbreviations (S, E, T, and So) designate geographical names (see Fig. 1).

Table 2. Correlations between biological characteristics of chum salmon and latitudes of river months.

Coastal areas (and corresponding chum populations)	sex	Correlations between peaks of upriver migration and river-mouth latitudes		Correlations between fork lengths of age 4 fish and river-mouth latitudes		Correlations between age at maturity and river-mouth latitudes		Correlations between egg diameters and river-mouth latitudes		Correlations between fecundities and river-mouth latitudes	
		Coefficient	*n*	Coefficient	*n*	Coefficient	*n*	Coefficient	*n*	Coefficient	*n*
Sea of Okhotsk	Male	0.084	37	0.247	26	0.385	13	–	–	–	–
	Female	-0.056	37	0.537	27	0.555	13	0.516	13	0.569	14
Pacific Ocean	Male	-0.568	128	-0.213	66	0.603	46	–	–	–	–
	Female	-0.535	128	-0.561	66	0.519	46	0.188	20	0.150	22
Sea of Japan	Male	-0.547	92	-0.542	52	0.598	37	–	–	–	–
	Female	-0.538	92	-0.499	52	0.670	40	-0.343	17	0.205	18

Values underlined by thin lines and double lines indicate $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively.

そ上盛期の沿岸表面海水温　地域ごとに，各水系，各年度の50%河川そ上時期が観測された旬の沿岸水温（SST）をヒストグラムにまとめた（Fig. 6）。1994～2008年度に観測された，各地域のSST平均値 ± 標準偏差は，オホーツク海区のメスおよびオスで12.8 ± 2.3℃と13.0 ± 2.2℃，北日本海区のメスおよびオスで18.7 ± 1.8℃と18.8 ± 1.9℃，根室海区のメスおよびオスで13.6 ± 1.7℃と13.9 ± 1.7℃，えりも以東海区のメスおよびオスで14.7 ± 1.7℃と15.0 ± 1.8℃，えりも以西海区のメスおよびオスで17.6 ± 1.7℃と17.9 ± 1.6 ℃，本州太平洋のメスおよびオスで17.2 ± 2.0℃と17.4 ± 2.0℃，そして本州日本海のメスおよびオスで18.0 ± 1.9℃と18.3 ± 2.0℃であった。GLMによる分析の結果，各地域の50%河川そ上時の沿岸SSTには違いが認められた（Table 3）。多重比較を行ったところ，えりも以西海区と本州太平洋，北日本海区と本州日本海との間には有意差（$p>0.05$）が検出されなかったものの，その他の地域の組み合わせでは全て有意差がみられた（$p<0.05$）。また，雌雄による違いも検出され，オスのほうがメスよりも50%河川そ上時に経験した沿岸SSTは高かった。

4年魚の体サイズ　GLMによる分析の結果，4年魚の尾叉長は地域ごとに違いが認められた（Table 3）。モデルから推定された各地域の平均尾叉長（95% Wald信頼区間）は，オホーツク海区が65.5（65.4～65.6）cm，北日本海区が66.3（66.1～66.5）cm，根室海区が65.0（64.8～65.2）cm，えりも以東海区が66.0（65.9～66.0）cm，えりも以西海区が67.0（66.9～67.2）cm，本州太平洋が68.2（68.1～68.2）cm，そして本州日本海が68.7（68.7～68.8）cmであった。多重比較の結果，全ての地域の組み合わせで統計学的に有意な違いが検出された（$p<0.05$）。すなわち，本州日本海のサケが最も大きく，根室海区のサケが最も小さかった。また，雌雄差も有意であり（Table 3），オスがメスよりも大きかった。

各水系の平均尾叉長と水系の河口緯度との関係をみたところ（Fig. 7），オホーツク海のメス，太平洋のメスおよび日本海の雌雄において，両者に順位相関が認められた（Table 2）。すなわち，オホーツク海のメス

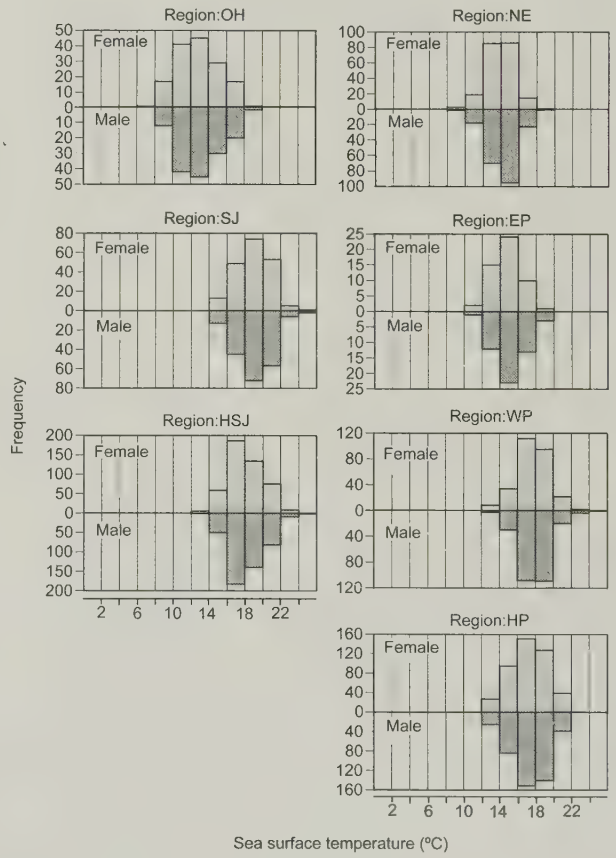


Fig. 6. Histograms of sea surface temperatures in the vicinity of river mouths at the time when 50% adult chum salmon returned to natal rivers during fiscal year 1994 and 2008.

では，高緯度に向かうにつれて尾叉長が大きくなる傾向があるのに対して，太平洋のメスおよび日本海の雌雄では，低緯度に向かうにつれて尾叉長が大型になる傾向があった。特に日本海では，先の河川そ上時期と同様に，本州の竜飛岬（Fig. 7の破線T，北緯41°15'40.2"）を境界に，それよりも高緯度側（北日本海区に相当）と低緯度側（本州日本海に相当）では，雌雄とも尾叉長に極めて明瞭な違いが認められた。Fig. 7に示した海域ごとに，水系ごとの平均尾叉長について雌雄間で相関分析を行った結果，いずれの海域でも両者には有意な正の相関が認められた（Pearsonの相関分析：［オホーツク海］r=0.893, n=26, p<0.01；［太平洋］r=0.763, n=66, p<0.01；［日本海］r=0.894, n=52, p<0.01）。

地域ごとに4年魚の平均尾叉長の経年変化を調べた結果（Fig. 8），北海道では5地域の雌雄，全ての組み合わせにおいて有意な正の相関がみられた（Table 4）。本州の2地域では，同一地域内の雌雄には有意な正の相関が認められたものの，本州日本海のオスと本州太平洋の雌雄の間には有意な相関はみられなかった（Table 4）。本州太平洋と本州日本海のメスでは，平均尾叉長の経年変化に有意な正の相関が検出され

Table 3. Results of GLM analyses for (1) coastal sea surface temperature at the peak of upriver migration of adult chum salmon (Coastal SST), (2) fork length of age 4 chum salmon (FL), (3) age at maturity, (4) egg diameter and (5) fecundity of age 4 chum salmon in Japan.

Dependent variable	Independent variable	Wald chi-square statistic	d.f.	p-value
Coastal SST	Intercept	105059.15	1	<0.01
	Region	3362.04	6	<0.01
	Year	322.25	14	<0.01
	Sex	22.68	1	<0.01
	River (Region)	3464.85	138	<0.01
FL	Intercept	6770670.73	1	<0.01
	Region	6092.84	6	<0.01
	Year	24134.65	14	<0.01
	Sex	18099.16	1	<0.01
	River (Region)	23328.13	139	<0.01
Age at maturity	Intercept	381856.91	1	<0.01
	Region	659.38	6	<0.01
	Year	59.24	6	<0.01
	Sex	58.83	1	<0.01
	River (Region)	959.38	92	<0.01
Egg diameter	Intercept	5970444.84	1	<0.01
	Region	3614.05	6	<0.01
	Year	946.76	14	<0.01
	Sex	-	-	-
	River (Region)	3823.99	43	<0.01
Fecundity	Intercept	368393.72	1	<0.01
	Region	2339.52	6	<0.01
	Year	386.26	14	<0.01
	Sex	-	-	-
	River (Region)	1834.32	47	<0.01

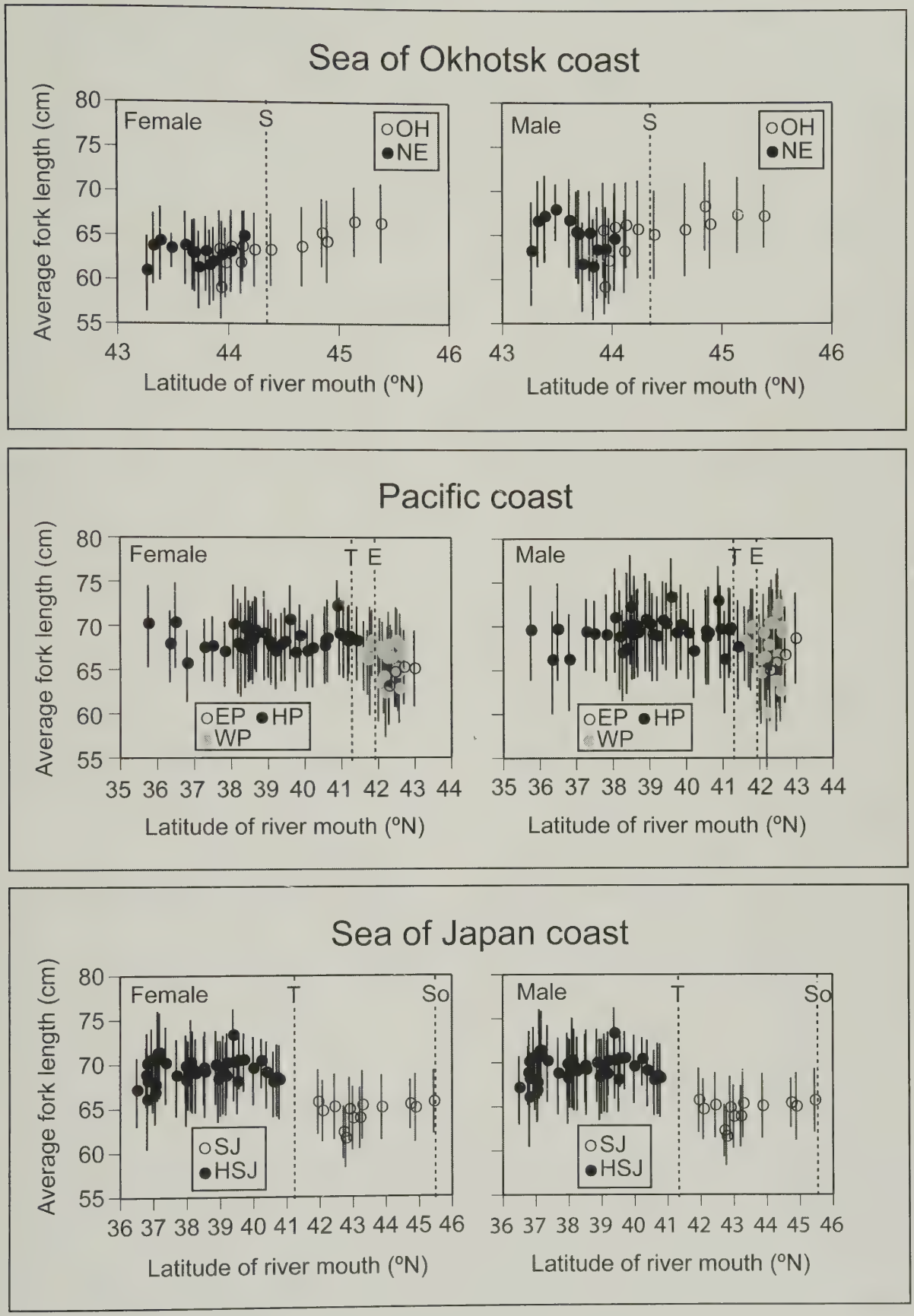


Fig. 7. The relationship between latitude of river mouth and fork length of age 4 chum salmon. Abbreviations of the regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. Bars indicate standard deviations. Abbreviations (S, E, T, and So) designate geographical names (see Fig. 1).

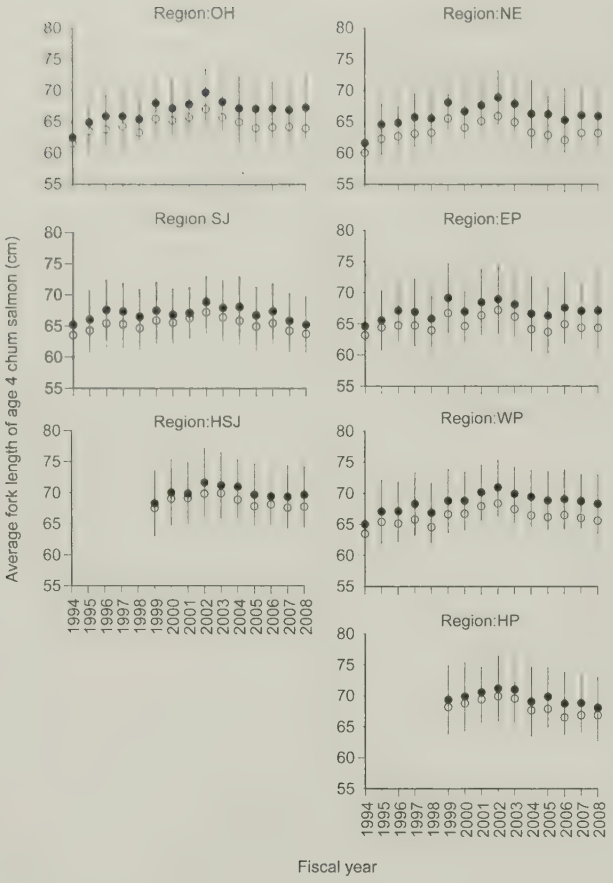


Fig. 8. Average fork length of age 4 chum salmon in the seven regions of Japan during fiscal year 1994 and 2008. Open and filled circles indicate female and male, respectively. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

た（Table 4）。北海道と本州の比較では，本州太平洋のメスが北日本海のオスおよびえりも以東のオスとの間でそれぞれ無相関，本州太平洋のオスがえりも以東海区のオスと無相関，本州日本海のメスが根室海区の雌雄，えりも以東海区の雌雄とおのおの無相関であった（Table 4）。また，本州日本海のオスは，えりも以西海区のオスとのみ有意な正の相関が認められたが，その他，北海道各地域の雌雄とは全て無相関であった（Table 4）。

1994～2008年度（本州については1999～2008年度）の期間について，4年魚の平均尾叉長に経年的なトレンドが存在するか否かを検討した結果，オホーツク海区のオス（Spearmanの順位相関：ρ=0.521，n=15，p<0.05），えりも以西海区のオス（Spearmanの順位相関：ρ=0.571，n=15，p<0.05）では正の順位相関が認められたのに対して，本州太平洋の雌雄それぞれでは負の順位相関が検出された（Spearmanの順位相関：［本州太平洋メス］ρ=−0.721，n=10，p<0.05；［本州太平洋オス］ρ=-0.673，n=10，p<0.05）。このように，一部地域の平均尾叉長に経年的な増加もしくは減少トレンドがみられたが，GLMのYear変数のパラメータ推定値には経年的なトレンドは検出されなかった（Spearmanの相関分析：ρ=0.411，n=15，p>0.05）。

成熟年齢　GLMによる分析の結果，1996～2002年級群の成熟年齢は地域により異なっていた（Table 3）。モデルから推定された各地域の平均成熟年齢（95% Wald信頼区間）は，オホーツク海区が4.43（4.40～4.46）

Table 4. Correlations among mean fork lengths of age 4 chum salmon in the seven regions of Japan during 1994 and 2008. The abbreviations of regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. "M" and "F" indicate male and female, respectively.

		OH		SJ		NE		EP		WP		HP		HSJ	
		M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
OH	M	–													
	F	0.934	–												
SJ	M	0.666	0.769	–											
	F	0.769	0.889	0.943	–										
NE	M	0.949	0.954	0.674	0.800	–									
	F	0.875	0.933	0.640	0.792	0.973	–								
EP	M	0.885	0.881	0.661	0.786	0.875	0.870	–							
	F	0.767	0.863	0.678	0.820	0.820	0.868	0.924	–						
WP	M	0.951	0.931	0.686	0.799	0.902	0.811	0.817	0.722	–					
	F	0.919	0.957	0.698	0.850	0.900	0.845	0.846	0.817	0.971	–				
HP	M	0.724	0.818	0.683	0.834	0.801	0.727	0.490	0.646	0.836	0.894	–			
	F	0.755	0.889	0.628	0.815	0.881	0.853	0.555	0.701	0.790	0.880	0.949	–		
HSJ	M	0.516	0.535	0.577	0.538	0.346	0.254	-0.004	0.174	0.716	0.557	0.585	0.559	–	
	F	0.633	0.764	0.694	0.783	0.586	0.534	0.318	0.493	0.835	0.817	0.810	0.814	0.868	–

Values underlined by thin lines and double lines indicate $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively.

歳，北日本海区が 4.22（4.18～4.25）歳，根室海区が4.28（4.24～4.32）歳，えりも以東海区が4.46（4.41～4.51）歳，えりも以西海区が4.29（4.26～4.32）歳，本州太平洋が4.18（4.16～4.20）歳，そして本州日本海が3.99（3.96～4.01）歳であった。多重比較の結果，成熟年齢は以下の地域の組み合わせでは違いがみられなかった（$p>0.05$）：オホーツク海区とえりも以東海区，北日本海区と根室海区，北日本海区とえりも以西海区，北日本海区と本州太平洋，根室海区とえりも以西海区。その他の組み合わせでは全て統計学的に有意に異なった（$p<0.05$）。特に，本州日本海はいずれの地域の成熟年齢とも違っており（$p<0.05$），もっとも若齢であった。

海域別に，各水系の平均成熟年齢と水系の河口緯度との関係をみたところ（Fig. 9），オホーツク海ではメスの成熟年齢と河口緯度との間に有意な正の順位相関がみられたが，オスの成熟年齢にはそのような傾向は検出されなかった（Table 2）。太平洋では，雌雄ともに成熟年齢は河口緯度と有意な正の相関を示していた（Table 2）。日本海でも，雌雄の成熟年齢は河口緯度と有意な正の相関関係が認められた（Table 2）。成熟年齢の緯度傾度に応じた変化は，いずれの海域でも雌雄間で有意な正の相関を示したことから（Pearsonの相関分析：［オホーツク海］$r=0.875$, $n=13$, $p<0.01$；［太平洋］$r=0.888$, $n=46$, $p<0.01$；［日本海］$r=0.833$, $n=37$, $p<0.01$），緯度傾度に伴う成熟年齢の変化には雌雄による応答の違いは存在しないことが示唆された。

成熟年齢における1996～2002年級群の変動パターン（Fig. 10）は，本州日本海を除く 6 地域では雌雄間に有意な正の相関がみられた（Table 5）。地域間の比較では，以下の組み合わせにおいて成熟年齢の年級群変動パターンに有意な正の相関が認められた（Table 5）：オホーツク海区メスとえりも以西海区メス，北日本海区メスとえりも以西海区メス，北日本海区メスとえりも以西海区オス，北日本海オスとえりも以西海区オス。いずれの地域の雌雄とも，1996～2002年級群において成熟年齢に増加もしくは減少トレンドは認められなかった（Spearmanの順位相関分析：$\rho=-0.679$～0.643, $n=7$, $p>0.05$）。

4 年魚の繁殖形質　GLMによる分析の結果，各水系の平均尾叉長で補正した後の卵径は，地域間で有意に異なっていた（Table 3）。モデルから推定された各地域の平均卵径（95%Wald信頼区間）は，オホーツク海区が7.77（7.76～7.79）mm，北日本海区が7.44（7.43～7.46）mm，根室海区が7.66（7.64～7.67）mm，えりも以東海区が7.99（7.97～8.01）mm，えりも以西海区が7.86（7.85～7.88）mm，本州太平洋が7.98（7.97～8.00）mm，そして本州日本海が7.77（7.75～7.78）mmであった。多重比較の結果，オホーツク海区と本州日本海，えりも以東海区と本州太平洋，それぞれの卵径には統計学的に有意な違いはみられなかったが（$p>0.05$），その他の地域の組み合わせは全て有意差が検出された（$p<0.05$）。

GLMで分析した結果，各水系の平均尾叉長で補正した 4 年魚の孕卵数も地域ごとに違いがみられた（Table 3）。モデルから推定された各地域の平均孕卵数（95%Wald信頼区間）は，オホーツク海区が2622（2602～2641）粒，北日本海区が3085（3063～3107）粒，根室海区が2512（2493～2532）粒，えりも以東海区が2803（2776～2830）粒，えりも以西海区が2897（2875～2919）粒，本州太平洋が2838（2818～2858）粒，そして本州日本海が2963（2942～2983）粒であった。多重比較によれば，えりも以東海区と本州太平洋において統計学的な有意差は認められず（$p>0.05$），その他，全ての地域の組み合わせでは平均孕卵数に地域差がみられた（$p<0.05$）。

海域別に，各水系の平均卵径と水系の河口緯度との関係を調べたところ（Fig. 11），いずれの海域においても両者に統計学的に有意な順位相関はみられなかった（Table 2）。同様の分析を各水系の平均孕卵数についても行ったところ（Fig. 11），オホーツク海では平均孕卵数と河口緯度との間に有意な正の順位相関が観察されたが，太平洋および日本海では無相関であった（Table 2）。

1994～2008年度について卵径の経年変化を地域間で比較すると（Fig. 12），オホーツク海区と北日本海区，根室海区とえりも以東海区，本州太平洋と本州日本海の組み合わせについてのみ，両地域の経年変化に正の相関がみられた（Table 6(a)）。また，根室海区およびえりも以東海区では，平均卵径が経年的に増加傾向を示したが（Spearmanの順位相関分析：［根室海区］$\rho=0.700$, $n=15$, $p<0.01$；［えりも以東海区］$\rho=0.682$, $n=15$, $p<0.01$），本州太平洋および本州日本海では，経年的な減少傾向が認められた（Spearmanの順位相関分析：［本州太平洋］$\rho=-0.636$, $n=15$, $p<0.05$；［本州日本海］$\rho=-0.632$, $n=15$, $p<0.05$）。GLMにおけるYear 変数の推定パラメータ値について経年変化を調べたところ，パラメータ値と年度の間には統計学的に有意な負の順位相関が検出された（Spearmanの順位相関分析：$\rho=-0.779$, $n=15$, $p<0.01$）。

孕卵数についても，地域間で経年変化を比較したところ（Fig. 13），次の地域の組み合わせにおいて，有意な正の相関がみられた（Table 6(b)）：オホーツク海区と根室海区，オホーツク海区とえりも以西海区，オホーツク海区と本州太平洋，オホーツク海区と本

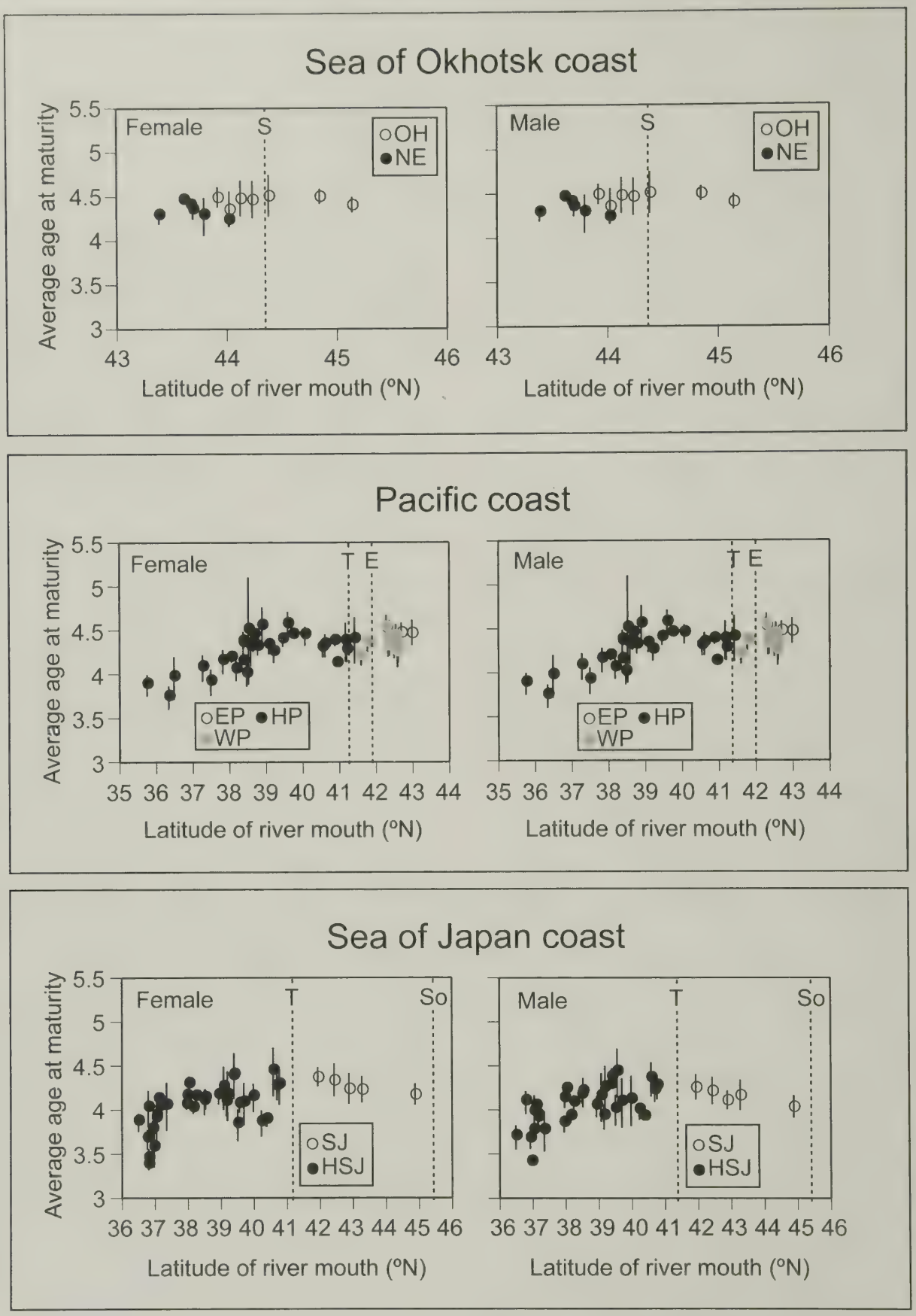


Fig. 9. The relationship between latitude of river mouth and average age at maturity of 1996-2002 brood-year chum salmon. Abbreviations of the regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. Bars indicate standard deviations. Abbreviations (S, E, T, and So) designate geographical names (see Fig. 1).

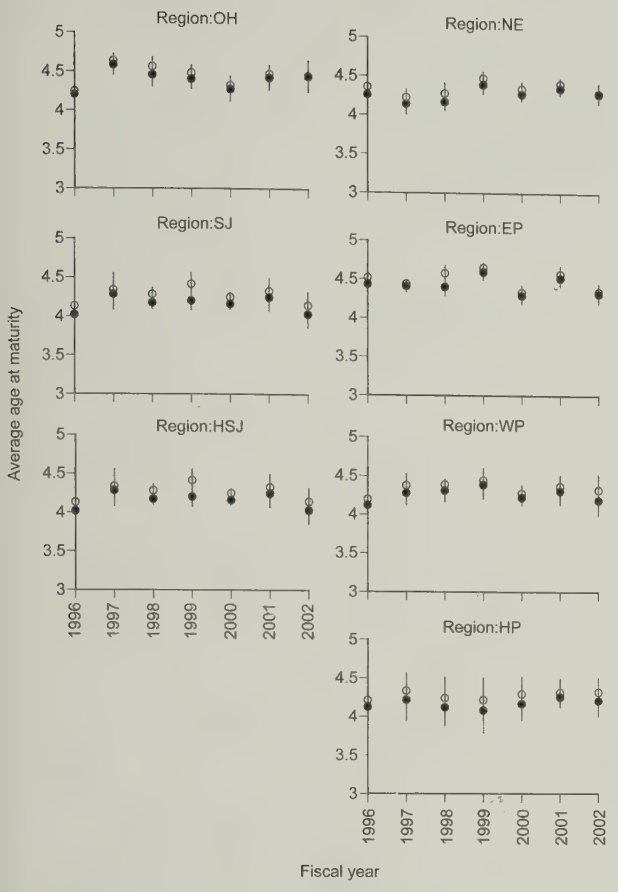


Fig. 10. Average age at maturity of 1996-2002 brood-year chum salmon. Open and filled circles show female and male, respectively. Bars indicate standard deviations. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

州日本海，北日本海区とえりも以西海区，北日本海区と本州太平洋，北日本海区と本州日本海，えりも以西海区と本州太平洋，えりも以西海区と本州日本海，本州太平洋と本州日本海。さらに，1994～2008年度の孕卵数について経年トレンドの有無を検討した結果，オホーツク海区（Spearmanの順位相関分析：ρ =0.843, n=15, p<0.01），北日本海区（Spearmanの順位相関分析：ρ =0.739, n=15, p<0.01），えりも以西海区（Spearmanの順位相関分析：ρ =0.771, n=15, p<0.01），本州太平洋（Spearmanの順位相関分析：ρ =0.639, n=15, p<0.05），および本州日本海（Spearmanの順位相関分析：ρ =0.729, n=15, p<0.01）において，増加傾向が検出された。GLMのYear変数について推定されたパラメータ値を用いて経年トレンドを調べた結果，パラメータ値と年度の間に有意な相関は認められなかった（Spearmanの順位相関分析：ρ =0.486, n=15, p>0.05）。

考　察

本研究では，日本系サケの総漁獲数（沿岸漁獲数および河川捕獲数），河川そ上時期とそ上盛期の沿岸表面海水温，4年魚の体サイズ，成熟年齢，4年魚の繁殖形質について，日本7地域別にその特徴の記載と地域間比較を定量的に行った（Table 7）。今回の研究で想定した地域分けは，Beacham *et al.* (2008) で示された遺伝的な地域個体群にほぼ一致したものである。この遺伝的な違いに反映するかのように，本研究

Table 5. Correlations among mean age at maturity of chum salmon in the seven regions of Japan. The abbreviations of regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. "M" and "F" indicate male and female, respectively.

		OH		SJ		NE		EP		WP		HP		HSJ	
		M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
OH	M	–													
	F	0.968	–												
SJ	M	0.621	0.714	–											
	F	0.502	0.627	0.879	–										
NE	M	-0.347	-0.368	-0.077	0.233	–									
	F	-0.429	-0.367	0.027	0.370	0.931	–								
EP	M	0.112	0.208	0.400	0.667	0.539	0.705	–							
	F	0.063	0.226	0.319	0.575	0.327	0.570	0.905	–						
WP	M	0.552	0.681	0.766	0.942	0.273	0.375	0.640	0.626	–					
	F	0.747	0.822	0.700	0.852	0.165	0.189	0.537	0.507	0.951	–				
HP	M	0.405	0.248	0.279	-0.101	-0.128	-0.353	-0.274	-0.450	-0.156	-0.044	–			
	F	0.571	0.415	0.366	0.016	-0.231	-0.483	-0.417	-0.608	-0.035	0.117	0.913	–		
HSJ	M	-0.061	-0.043	0.029	0.158	0.016	0.188	0.584	0.458	-0.028	-0.059	-0.302	-0.410	–	
	F	-0.459	-0.451	0.014	0.181	0.647	0.751	0.685	0.463	0.011	-0.160	-0.126	-0.366	0.654	–

Values underlined by thin lines and double lines indicate $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively.

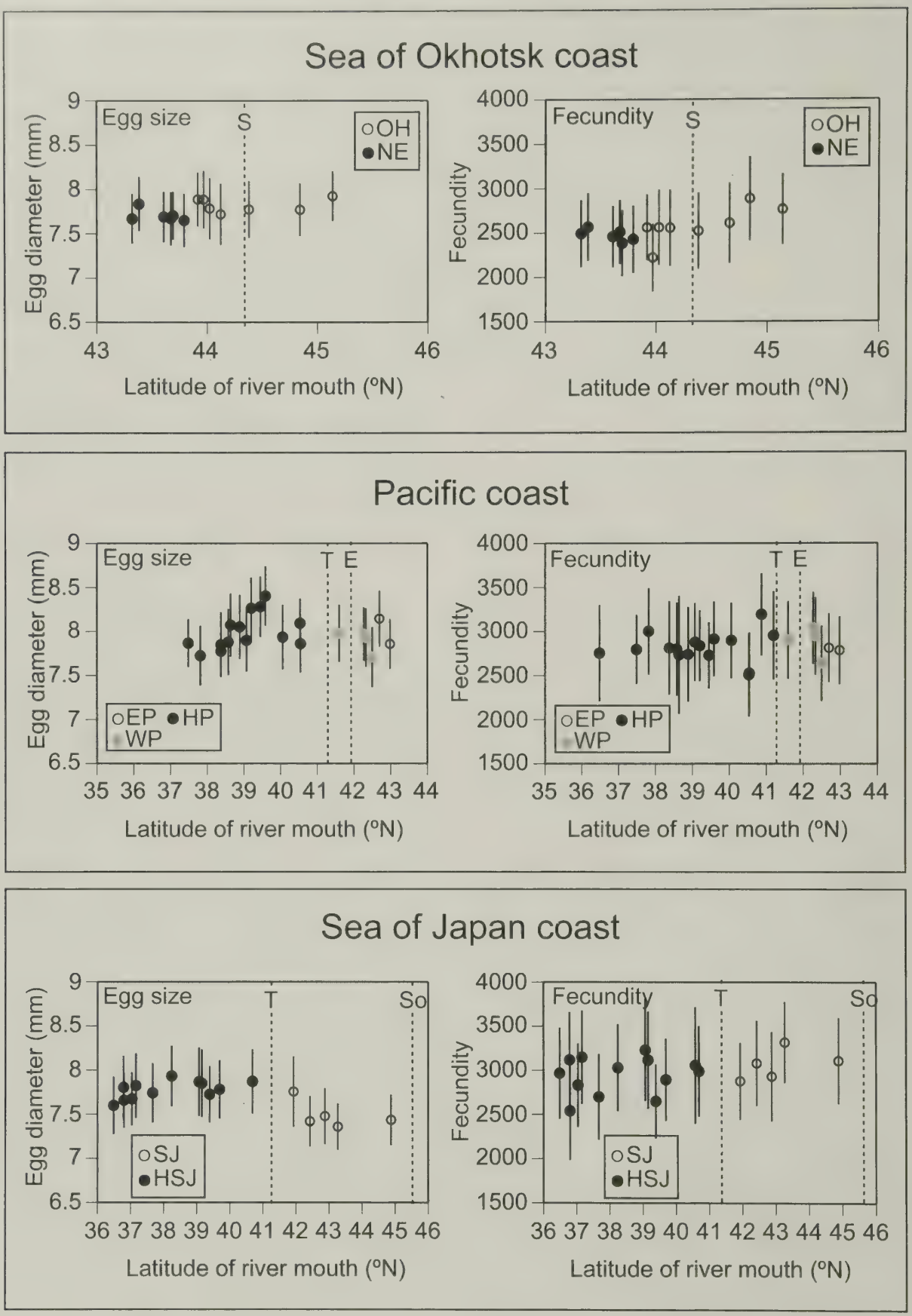


Fig. 11. The relationship between latitude of river mouth and reproductive traits of age 4 chum salmon. Abbreviations of the regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. Bars indicate standard deviations. Abbreviations (S, E, T, and So) designate geographical names (see Fig. 1).

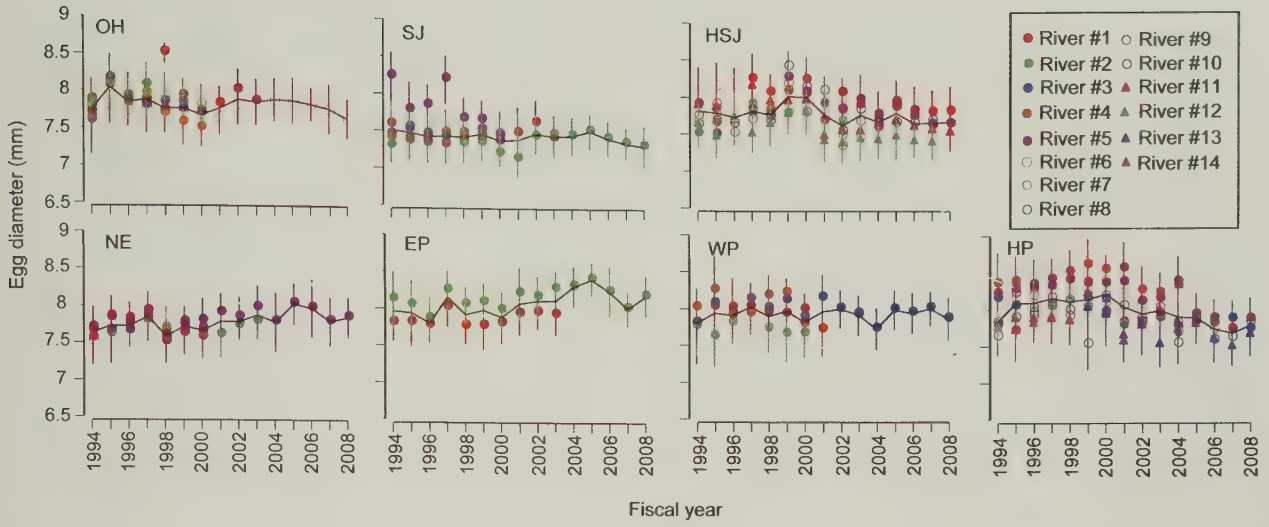


Fig. 12. Average egg diameter of age 4 chum salmon during fiscal year 1994 and 2008. Abbreviations (OH, SJ, HSJ, NE, EP, WP, and HP) denote the seven regions of Japan (see, Fig. 1). Each symbol shows the mean value of river stock: OH, #1 Shari River, #2 Mokoto R., #3 Abashiri R., #4 Tokoro R., #5 Shokotsu R., #6 Tokushibetsu R., #7 Tonbetsu R.; SJ, #1 Teshio R., #2 Ishikari R., #3 Shiribetsu R., #4 Toshibetsu R., #5 Assabu R.; HSJ, #1 Oirase R., #2 Omono R., #3 Koyoshi R., #4 Kawabukuro R., #5 Gakko R., #6 Miomote R., #7 Shinano R., #8 Nadachi R., #9 Himekawa R., #10 Hayatsuki R., #11 Shogawa R., #12 Tedori R.; NE, #1 Kunbetsu R., #2 Ichani R., #3 Shibetsu R., #4 Tohoro R., #5 Nishibetsu R., #6 Furen R.; EP, #1 Kushiro R., #2 Tokachi R.; WP, Shizunai R., #2 Shikiu R., #3 Yurappu R., #4 Shiriuchi R.; HP, #1 Mabechi R., #2 Niida R., #3 Akka R., #4 Tsugaruishi R., #5 Orikasa R., #6 Katagishi R., #7 Sakari R., #8 Kitakami R., #9 Kesennuma-okawa, R., #10 Mitobe R., #11 Naruse R., #12 Takagi R., #13 Uda R., #14 Ukedo R.. Each river location is shown in Appendix. Lines demonstrate regional means of egg diameter. Bars indicate standard deviations.

Table 6. Correlations among (a) mean egg diameters or (b) mean fecundity of age 4 chum salmon in the seven regions of Japan. The abbreviations of regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1.

(a) Egg diameter

	OH	SJ	NE	EP	WP	HP	HSJ
OH	–						
SJ	0.611	–					
NE	0.220	0.004	–				
EP	0.159	0.126	0.812	–			
WP	0.277	0.037	0.386	0.046	–		
HP	0.153	0.202	-0.466	-0.483	0.053	–	
HSJ	-0.210	0.199	-0.371	-0.389	-0.054	0.703	–

(b) Fecundity

	OH	SJ	NE	EP	WP	HP	HSJ
OH	–						
SJ	0.462	–					
NE	0.543	0.429	–				
EP	-0.268	0.065	0.072	–			
WP	0.803	0.651	0.436	-0.330	–		
HP	0.538	0.721	0.512	0.338	0.552	–	
HSJ	0.719	0.568	0.372	-0.139	0.820	0.516	–

Values underlined by thin lines and double lines indicate $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively.

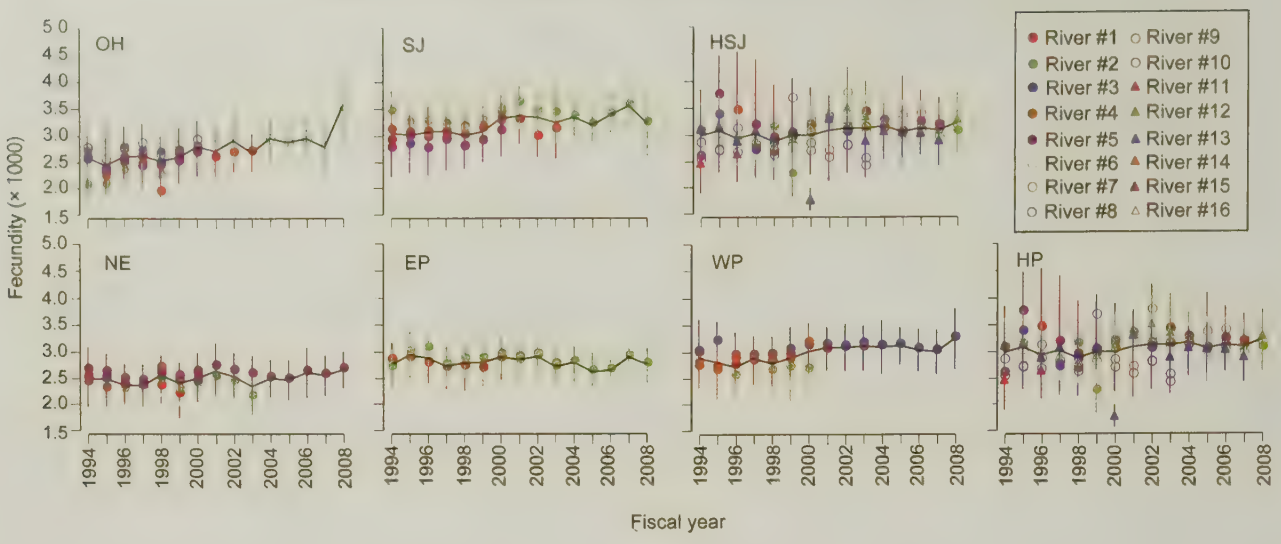


Fig. 13. Average fecundity of age 4 chum salmon during fiscal year 1994 and 2008. Abbreviations (OH, SJ, HSJ, NE, EP, WP, and HP) denote the seven regions of Japan (see, Fig. 1). Each symbol shows the mean value of river stock: OH, #1 Shari River, #2 Mokoto R., #3 Abashiri R., #4 Tokoro R., #5 Shokotsu R., #6 Horonai R., #7 Tokushibetu R., #8 Tonbetsu R.; SJ, #1 Teshio R., #2 Ishikari R., #3 Shiribetsu R., #4 Toshibetsu R., #5 Assabu R.; HSJ, #1 Sazanai R., #2 Oirase R., #3 Omono R., #4 Koyoshi R., #5 Kawabukuro R., #6 Gakko R., #7 Miomote R., #8 Shinano R., #9 Nadachi R., #10 Himekawa R., #11 Hayatsuki R., #12 Shogawa R., #13 Tedori R.; NE, #1 Kunbetsu R., #2 Ichani R., #3 Shibetsu R., #4 Tohoro R., #5 Nishibetsu R., #6 Furen R.; EP, #1 Kushiro R., #2 Tokachi R.; WP, Shizunai R., #2 Shikiu R., #3 Yurappu R., #4 Shiriuchi R.; HP, #1 Mabechi R., #2 Niida R., #3 Kawauchi R., #4 Noheji R., #5 Akka R., #6 Tsugaruishi R., #7 Orikasa R., #8 Katagishi R., #9 Sakarigawa R., #10 Kitakami R., #11 Kesennuma-okawa, R., #12 Mitobe R., #13 Naruse R., #14 Uda R., #15 Ukedo R.. #16 Hitachi-kuji R.. Each river location is shown in Appendix. Lines demonstrate regional means of fecundity. Bars indicate standard deviations.

Table 7. Observed biological characteristics of chum salmon in Japan during 1994 and 2008. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

	Region						
	Sea of Japan coast		Okhotsk Sea coast		Pacific coast		
	HSJ	SJ	OH	NE	EP	WP	HP
Proportion of adult returns (%) [a]	1.2	5.5	25.2	23.5	12.2	9.2	23.2
Peak of upriver migration (PUM) [b]	Late Oct. / Late Nov.	Early Oct.	Late Oct.	Mid. Oct.	Mid. Oct.	Late Oct.	Late Nov.
Coastal SST at the PUM (°C) [c]	18.4	18.3	12.6	13.4	14.1	17.7	17.5
Fork length at age 4 (cm) [c]	68.7	66.3	65.5	65.0	66.0	67.0	68.2
Age at maturity [c]	3.99	4.22	4.43	4.28	4.46	4.29	4.18
Standardized egg diameter (mm) [c]	7.77	7.44	7.77	7.66	7.99	7.86	7.98
Standardized fecundity [c]	2963	3085	2622	2512	2803	2897	2838

a, Proportion of average number of adult returns in each region to total adult returns of Japan.
b, Mode of observed time of 50% adult returns in each region.
c, The values were estimated from the GLM analyses shown in Table 3.

で扱った生活史形質の全てにおいて，多くの地域間比較で統計学的な違いが認められた。このことは，130年以上に及ぶ我が国の人工ふ化放流事業の歴史のなかで，かつて広域的な移植放流が実践されてきたにもかかわらず，地域的な遺伝的特性とその表現型である生活史形質が今日まで存在することを示唆する，極めて重要な知見といえる。

日本系サケが飛躍的に増加し始めた1970年代半ば以降，日本系サケの生物学的・生態学的特性について，地域別の記載や地域間比較が行われてきたのは，遺伝的特性（Okazaki, 1982；Beacham *et al.*, 2008），回帰率変動に代表される資源状態（Kaeriyama, 1989；Saito and Nagasawa, 2009；Saito *et al.*, 2011），河川そ上時期（Okazaki, 1982），および降海後の沿岸滞泳期におけるサケ幼稚魚の出現時期，分布，成長，食性など（入江，1990；Mayama and Ishida, 2003；関，2005），一部の特性に限られる。1970年代以前には，北海道の主な水系あるいは地域（海区）ごとに，漁獲時期，河川そ上盛期，親魚の形態，回帰親魚の体サイズ，年齢組成，雌雄比（佐野・久保，1946，1947；三原ら，1951；大屋，1954b；佐野，1959），そして繁殖形質（渡辺，1955；佐野，1959）について詳細な記録が存在し，これら当時の研究に基づく生物学的特性の違いや沿岸域における回帰親魚の標識放流試験などから，地域系群の分類まで試みられている（佐野，1951，1959）。本研究で扱った全国7地域別の生活史形質の様々な特性は，日本系サケ資源が高水準に達した1990年代半ばから2000年代にかけて観測されたものであり，過去の知見との対比が可能であるのみならず，将来の日本系サケとの比較にも活用できるベンチマークになり得るであろう。

日本系サケの資源は，かつて様々な著者によってその時々の資源状態が報告されてきた（例えば，佐野・久保，1946，1947；三原ら，1951；佐野，1959；Kobayashi, 1980; Kaeriyama, 1989; Hiroi, 1998; Kaeriyama, 1998; Kaeriyama, 1999; Kaeriyama and Edpalina, 2004; Morita *et al.*, 2006; Saito and Nagasawa, 2009）。本研究では，1970～2010年度までの40年あまりの総漁獲数を全国7地域別にみてきたが，各地域から放流されるサケ幼稚魚の種苗数は1980年代初めからほぼ一定に維持されてきたにもかかわらず（北水研；http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/ok_relret.htm），総漁獲数には大きな地域差が存在することが改めて確認された。三原ら（1951）は，北海道でふ化放流事業が開始された1888年から1950年までの道内各地における沿岸漁獲数および河川捕獲数を詳細に記録に残しているが，このなかで既に「太平洋東部根室，オホーツク海方面で（沿岸漁獲が）多く太平洋西部及び日本海は少ない」と指摘しており，地域的な漁獲の多寡に関する傾向は，昔から現在まで大きく変わっていない可能性がある。漁獲数に地域間格差が生じる原因として，放流後の減耗が各地で異なるためであるとする報告がある（Saito and Nagasawa, 2009; Saito *et al.*, 2011）。事実，全国7地域におけるサケの回帰率は地域によって違っており，最も総漁獲数の少ない本州日本海では1976～1998年級群の平均回帰率が0.3%であり，最も回帰率の高い根室海区の5.9%に比べて20分の1あまりとなっている（Saito and Nagasawa, 2009）。もっとも，Saito and Nagasawa（2009）では，各地域の沿岸域で漁獲されたサケが当該地域の河川由来であるという仮定のもと，ある地域で漁獲されたサケの年齢別漁獲数を，当該地域の河川にそ上したサケの年齢組成から算出し，沿岸漁獲数と河川捕獲数を年級群ごとに合算，それを当該地域，当該年級群の放流数で除することにより回帰率が計算されている。そのため，沿岸漁獲に他地域起源のサケが無視できない量含まれている場合，回帰率は過大評価していることになる（Saito *et al.*, 2010）。1990年代後半から北水研のふ化場を中心に放流種苗の全数に耳石温度標識が施標され，放流河川への回帰状況が調査されている。このような標識放流の回帰状況が明らかになれば，今後，地域ごとの生残状況（回帰率）の違いがより正確に評価できるようになるものと期待される。

総漁獲数に占める河川捕獲数の割合をみると，資源水準の低い本州日本海が1990年代以降も34.6～52.0%と突出しており，次に同じ日本海側の北日本海区の11.6～18.7%が続いた。1990年代後半に資源量が減少した本州太平洋では，1990年代の平均7.0%から2000年代には平均12.4%まで上昇していた。その他の地域では，河川捕獲数の割合は概ね10%未満であった。このように，資源の少ない地域では，総漁獲数に対する河川捕獲数の割合は高くなる傾向が認められた。三原ら（1951）によれば，時期は不明ながら北海道の総漁獲数が300万尾前後の時代には，沿岸漁獲数と河川捕獲数の比は約80：20であったという。現在，河川捕獲の主な目的は再生産用の種卵を確保することにある。総漁獲数に対して圧倒的に沿岸漁獲数が多い地域では，仮に来遊資源が低迷しても沿岸漁業を規制する等の対策を講じることにより，一定数の河川捕獲（すなわち，放流用の種苗）を確保することが可能と考えられる。しかし，資源水準の低い地域では，沿岸の漁業規制による河川捕獲数の確保は漁業へのダメージも大きいために漁業規制の実施そのものが困難であるのみならず，効果も限定的になることが予想される。したがっ

て，低資源地域において資源を安定的に維持するためには，再生産に必要な河川捕獲数を安定的に確保できるだけの資源水準を持続し続けることが重要であると考えられる。

漁業資源の安定化は，人工ふ化放流事業で資源造成を図る日本系サケにおいて，達成されるべき主要な目的のひとつである。1970～2000年代までの沿岸漁獲および河川捕獲の変動係数をみると，資源が急増した1970年代の変動係数が大きく，資源が高水準に達した1990年代および2000年代には多くの地域で変動係数が小さくなる傾向を示した（Table 1）。つまり，一定数の種苗放流を実践しながら高水準の資源を維持している現在，歴史的にみれば資源はより安定していると言えるのかもしれない。しかし，2000年代に入って，これまで認められなかったような資源変動パターンが観察されるようになってきた。例えば，根室海区からえりも以東海区，そしてえりも以西海区にかけての北海道の太平洋を中心に，サケの回帰率が1998年級群以降，カラフトマスのように隔年変動しており，これら地域の漁獲数が不安定化している（斎藤・渡邉，2012；Saito *et al.*, 2012）。かつて，オホーツク海区と根室海区のサケ回帰率は類似の変動パターンを呈していたが（Saito and Nagasawa, 2009），2000年代に入って，毎年の総漁獲数はオホーツク海区が比較的堅調に高水準を維持しているのに対して，根室海区では漸減傾向が認められる（Fig. 2）。さらに，2011年3月11日に発生した東日本大震災の影響で，岩手県，宮城県，および福島県のふ化場を中心に甚大な被害が発生しており，2010年級群以降の本州太平洋側のサケ放流は，それ以前と全く状況が異なっており，その回帰動向が注目されている。そのため，今後も日本各地のサケ資源動向に注視し，資源の安定維持に資する対策を講じることが必要である。

河川そ上時期は，過去の知見と最も比較しやすい特性のひとつである。本研究では，各水系の河川捕獲数（全数）のうち，50%がそ上した旬を「50%河川そ上時期」（河川そ上の盛期）と定義した。また，地域別に1994～2008年度の旬平均河川捕獲数をFig. 4としてまとめた。既往の知見から，北海道の主要河川の河川そ上時期をみると，かつて石狩川（北日本海区）や西別川（根室海区）では，10～11月にそ上盛期を持つ前期群と，12月から1月にそ上盛期を持つ後期群という，そ上時期の異なる群が存在していた（佐野・久保，1946，1947）。現在の石狩川や西別川では，12月以降に河川捕獲される魚は存在するものの，盛期といえるほどの数量がまとまって確認される状況ではない。そのひとつの要因として，河川捕獲が遅くとも12月中旬で終了してしまうため，それ以降にそ上してきた個体の数量を正確に把握できていない可能がある。しかし，現在の時期別の採卵状況を考慮しても，12月以降の遅い時期に河川そ上のピークが形成されるような資源構造にはなっていないと考えられる。本研究で集計した結果，北海道では，えりも以西海区を除く4地域で，河川そ上の盛期が10月中であった。一方，えりも以西海区の水系では10月下旬から11月にかけてそ上の山が形成されていた（Fig. 4）。えりも以西海区における河川そ上時期が11月に盛期を迎えることについて，大屋（1954b）は北海道の他地域とは異なる本海区の特徴として指摘している。本研究で確認されたえりも以西海区の河川捕獲盛期についても，過去の本海域の特徴をある程度反映したものであることが推察される。かつて，北海道におけるサケの河川捕獲数は水系ごとに異なった特徴を呈していたようであるが（大屋，1954b），現在の河川捕獲状況は10月にそ上盛期を迎える水系が多くなっている（Fig. 4）。したがって，以前よりもそ上盛期の時期が早く，かつ，水系ごとの河川そ上盛期が均一化している可能性が示唆される。これは，漁業資源として利用しやすい時期の資源造成（種卵確保）を図ってきた帰結と考えられる（眞山，1986）。

本州の河川そ上時期は，太平洋側および日本海側ともに北海道よりも更に遅い（Figs. 4, 5）。また，本州日本海では，12月の河川そ上ピークに加えて，11月上旬にもそ上の山が存在していた（Fig. 4）。この前半のそ上のピークは，移植放流によって定着したそ上群であると考えられている（Beacham *et al.*, 2008）。実際，本州日本海の月光川（山形県）では，10月そ上群と11月そ上群との間でマイクロサテライト DNAを用いた分析から，遺伝的相違が確認されており，アロザイム分析によるモニタリング結果でも，本州日本海側では石狩川（北日本海区）からの移植群が定着していることが確認されているという（Beacham *et al.*, 2008）。本州太平洋には，河川そ上盛期が最も遅い津軽石川（岩手県）があり，1994～2008年度における本水系のそ上盛期は12月上旬～1月上旬であった。本州太平洋の遺伝的特性は日本のなかでも特に特異的であり（Beacham *et al.*, 2008），Okazaki（1982）もアロザイム分析で同様の指摘を行うとともに，本州のサケ地域個体群にみられた遺伝的特性とそ上時期との関連を考察している。

本研究では，各水系のそ上盛期と当該水系の河口緯度との関連を海域別に検討した（Fig. 5）。その結果，緯度傾度に沿ったそ上時期の変遷が認められた。オホーツク海側では，オホーツク海側の中間付近に位置

する藻別川よりも高緯度に向かうにつれて，そ上時期が早まる傾向がみられた。太平洋側では，最もそ上時期の遅い津軽石川周辺を基点に，それよりも高緯度もしくは低緯度に行くに従ってそ上盛期は早くなった。一方，日本海側では，津軽海峡を境界として北日本海区と本州日本海でそ上盛期が極めて明瞭に異なっていた。待鳥（1978）は，本州日本海沿岸河川におけるサケのそ上時期について，昭和45（1970）年から昭和49（1974）年の河川捕獲数を用いて，山形県と新潟県の県境付近の河川を変曲点としてそれよりも北および南の河川でそ上時期が早まることに言及し，さらに本州太平洋側については，本研究の太平洋側で観察されたことと類似の現象（本州太平洋側では岩手県南部付近に河川そ上の変曲点が存在すること）を指摘している。このような緯度に伴うそ上時期の変化は，稚魚の降海時期を最適化するために形成されてきた可能性があるという（待鳥，1978）。本研究では，本州日本海のそ上時期について，待鳥（1978）が指摘した山形県と新潟県境付近を変局点とする緯度傾度に沿った変化は認められなかった（Fig. 5）。待鳥（1978）が調べた1970年代半ばまでの時期と，本研究が扱った1990年代半ばから2000年代にかけての時期で，本州日本海のサケそ上時期に違いが認められるようになった理由と，そ上時期の変化（すなわち産卵時期の変化）が子世代の降海時期に与える影響について，更なる研究が必要かもしれない。

そ上盛期における沿岸SSTは各地域で異なっており（Fig. 6），対馬暖流の影響を受ける日本海において，平均18.0～18.8℃という高い水温を経験していることが明らかになった。これらの地域の沿岸SSTは他の地域のサケが経験した沿岸SSTよりも統計学的に有意に高かったことから，日本海側のサケ個体群は最も高水温に適応した特性を持つことが推察される。反対に，オホーツク海に面したオホーツク海区および根室海区のサケ個体群では，河川そ上盛期の沿岸SSTが12.8～13.9℃と最も低かった。三原ら（1951）よれば，かつての北海道における河川捕獲は，水温16℃位から始まり，13～8℃の頃までが最盛期となっていた一方で，沿岸漁獲は8月初旬の水温20℃から始まり，水温低下とともに漁獲が多くなり13～10℃のときに最も多かったという。佐野（1959）も北海道各地の最盛漁期の水温を報告しているが，地域による違いはあるもののその範囲は4～13℃であった。現在のサケのそ上時期は人為的に改変されてきたため，本来各水系のサケ個体群が経験していた回遊時の水温よりも，高めの水温を経験している可能性が考えられる。回帰時の経験水温が，親魚の生残や再生産にどのような影響を及ぼしているのか明らかでないが，高水温下での回遊は個体のエネルギー消費に密接に関わるため（Brett, 1995），各地域個体群において高水温に対する応答様式に差異があるのか，今後の研究が待たれる分野である。

人為的にそ上・産卵時期が改変されてきた日本系サケに対して，海外のサケマス類の個体群では，河川水温の上昇や流量変化に伴い，そ上時期が早期化する事例が報告されており（Quinn and Adams, 1996; Crozier *et al.*, 2008; Kovach *et al.*, 2012），これはそ上時期の高水温を避けるための進化的な変化と考えられている（Kovach *et al.*, 2012）。その一方で，北米のベニザケ個体群のそ上・産卵時期を調べた研究によれば，そ上時の水温が19℃を超えるような高水温を経験する個体群では，水温ピークを迎える前に河川にそ上し，産卵まで数ヶ月を過ごす個体群と，水温ピークを過ぎてから河川にそ上する個体群とが存在するという（Hodgson and Quinn, 2002）。そのため，人為的なそ上・産卵時期の改変のみならず，気候変動に伴う河川水温の上昇などの影響でも，日本系サケのそ上・産卵時期が今後変化する可能性がある。しかし，その変化が海外の事例のように早期化に向かうのか，それとも日本系サケにとってより高水温の影響を受けにくいと思われる晩期化に向かうのか，非常に興味あるところである。

4年魚の尾叉長にも，地域的な差異が認められた。地域ごとの比較では，本州日本海のサケが最も大きく（平均尾叉長68.7 cm），本州太平洋（同，68.2 cm），えりも以西海区（同，67.0 cm），そしてえりも以東海区（同，66.0 cm）が続き，太平洋沿岸だけに着目すると，地域を南から北へ向かうに従って平均尾叉長が小さくなっていった。一方，今回の分析で最も尾叉長が小さかった地域は根室海区（同，65.0 cm）であり，続いてオホーツク海区（同，65.5 cm），北日本海区（同，66.3 cm）の順で大きくなっていた。サケの平均体サイズは，アジア側および北米側ともに，北から南へ向かうに連れて大型化する傾向がある（Salo, 1991）。日本系サケの回遊経路は十分には解明されてはいないものの，過去に沿岸域で行われた回帰親魚の標識放流–再捕試験の結果から，日本系サケの産卵回帰時の回遊経路は，千島列島沿いから北海道オホーツク海沿岸を通り宗谷海峡を通過して日本海沿岸に入る経路（ルート1）と，本邦太平洋沿岸を南下する経路（ルート2）の2つが知られている（大屋，1954b；佐野1959；長谷川ら2004；小林，2009）。この回帰親魚の回遊経路を考慮した場合，ルート1において最も上手に位置する根室海区の体サイズが一番小さく，ルートを進むにつれて体サイズが大型化していることがわかる。もう

一方のルート2の場合にも，えりも以東海区からえりも以西海区，そして本州太平洋に向かうにつれて体サイズは大型化しており，両ルートに共通の特徴が認められる。なお，本州日本海に回帰するサケは，過去の標識放流試験から，ルート1を経る個体が多いものの，ルート2から津軽海峡を抜けて本州日本海側へ入る個体も存在することが示唆されている（長谷川ら，2004）。いずれのルートを通るにせよ，本州日本海のサケは産卵回遊経路の一番下手に位置する地域個体群ということになる。

しかしながら，各水系の平均尾叉長と水系の河口緯度の関係をみると，緯度傾度に応じた体サイズの変化は先に指摘した地域ごとの平均値の比較のようには明瞭ではなかった（Fig. 7）。低緯度に向かうに従って雌雄ともに平均尾叉長が大型化したのは日本海側のみであり，太平洋側およびオホーツク海側では，メスの平均尾叉長のみが各水系の河口緯度と有意な相関を示し，オスでは両者に有意な正の相関を認めなかった。しかし，各海域ともに雌雄間の比較では高値の相関係数（r=0.763～0.894）を観察していることから，基本的に緯度傾度に伴う体サイズの変化は雌雄間で同じような傾向を示しており，各水系におけるオスの平均値のばらつきがメスよりも大きかったこと（Fig. 7参照）が，オスにおいて無相関となった一因と考えられる。

1994～2008年度までの各地域の4年魚尾叉長の経年変化は，北海道ではいずれの地域でも同じような変動パターンを示していたが（Fig. 8, Table 4），本州の雌雄間および本州と北海道間の雌雄の比較では，一部経年変化に不一致も認められた。特に，本州日本海オスにおける平均尾叉長の経年変化は，同地域のメスおよびえりも以西海区のオスとは経年変動が同調していた以外には，他のどの地域の経年変動とも無相関であった。一般に，太平洋サケ属魚類の体サイズの変動には，沖合海域の環境収容力が関係しており，北太平洋の資源量が急増した1970年代半ばから1990年代にかけて環太平洋に生息する多くの個体群で体サイズの小型化が観察されている（Ishida *et al.*, 1993；Bigler *et al.*, 1996；Helle and Fukuwaka, 2009）。日本系サケについても，資源量増加に伴う体サイズの小型化，高齢化など，同様の報告が存在する（Kaeriyama, 1989, 1998, 1999; Kaeriyama and Edpalina, 2004; Yatsu and Kaeriyama, 2005）。これら過去の知見から考察すると，各地域の平均尾叉長が類似の経年変動を示すことは十分理解でき，経年変動が異なる原因を明らかにするほうが難しい。しかし，Fig. 8をみると，いずれの地域でも2002年度に回帰した魚で平均尾叉長が大きくなっており，それ以降低下傾向を示していることから，経年変化の大凡の傾向は似ていると判断できよう。今回の分析では，データセットの都合上，本州については1999年以降の尾叉長データしか利用できなかった。このように北海道に比べて短い時系列データしか使えなかったことが，本州の経年変動比較で無相関が多く観察された一因かもしれない。

各地域の成熟年齢にも地域的な違いは認められた。しかし，GLMによる分析後の多重比較では，成熟年齢に違いが認められない地域のペア（オホーツク海区とえりも以東海区，北日本海区と根室海区，北日本海区とえりも以西海区，北日本海区と本州太平洋，根室海区とえりも以西海区）も観察された。これら成熟年齢に違いが見られない地域のペアについて，なぜ成熟年齢に違いが認められなかったのか，何らかの生物学的解釈を行うことは難しかった。一方，本州日本海の成熟年齢は3.99歳と計算され，他地域の成熟年齢が全て4歳以上であったのと比較して特徴的であった。前述の平均尾叉長の産卵回帰経路に伴う変化と同様に，太平洋側を通るルート2では，経路末端に位置する本州太平洋（4.18歳）および本州日本海（3.99歳）が最も若齢で，えりも以西海区（4.29歳），えりも以東海区（4.46歳）と経路の上手に向かうにつれて高齢化していた。しかし，千島列島付近からオホーツ海沿岸そして日本海へ向かうルート1では，根室海区（年齢4.28歳）がオホーツク海区（年齢4.43歳）よりも若齢になっており，平均尾叉長に見られたような産卵回遊経路に沿った変化は認められなかった。

海域別の成熟年齢は，オホーツク海側のオスを除き，各水系の河口緯度との間で統計学的に有意な順位相関を示し，オホーツク海側のメスでは高緯度になるにつれて（日本海に近づくにつれて）高齢化，太平洋および日本海では雌雄ともに低緯度になると若齢化する傾向がみられた（Fig. 9, Table 2）。サケの成熟サイズおよび成熟年齢の決定には，沖合海域における成長の良否が密接に関係しており，成長が良い個体は若齢（小型）で成熟する（Morita *et al.*, 2005; Morita and Fukuwaka, 2007）。そのため，体サイズが大型になる（つまり，成長が早い）本州日本海や本州太平洋では，成熟年齢が若齢傾向を示すことが推察される。

1996～2002年級群までの7年間について，成熟年齢の経年変動パターンを地域間で比較した結果では（Fig. 10, Table 5），一部地域の組み合わせについてのみ，経年変動パターンに類似性が確認された（オホーツク海区メスとえりも以西海区メス，北日本海区メスとえりも以西海区の雌雄，北日本海区オスとえりも以西海区オス）。このように，成熟年齢の経年変動パターンには，北日本海区とえりも以西海区でやや類似

の傾向がみられたが，なぜ両地域間で経年変動が似たのか，その理由はよく分からない。成熟年齢の比較では，GLM後の多重比較においても，違いが認められた地域の組み合わせに明瞭な理由付けをすることができなかった。本研究では，同一水系における同一年級群の河川回帰尾数が２～６年魚まで揃った年級群についてのみ，成熟年齢の計算が行われた。つまり，２～６年魚が回帰する５年間について，毎年同一水系で年齢組成調査が実施されない限り，成熟年齢は計算できないことになる。多くの地域で，主要な水系（主に河川そ上数の多い水系）では，毎年，年齢組成調査が実施される傾向があったものの，その他については年によって調査水系が異なっていた。したがって，地域ごとに平均成熟年齢を計算しようとする場合，用いられる水系および水系の数は年級群によって異なる結果となった。このようなデータセットの不均一性が，生物学的意味付けを困難にしているひとつの原因かもしれない。また，相関分析等で地域間比較や経年変動比較を行う場合，1996～2002年級群までの７年間（すなわち，n=7）というのは，データセットとして短すぎた可能性もある。

サケ４年魚の繁殖形質（卵径および孕卵数）について，各水系の平均尾叉長で補正した後の値をGLMにより分析した結果，地域間の違いが認められなかったのは、卵径ではオホーツク海区と本州日本海，えりも以東海区と本州太平洋の２ペア，孕卵数ではえりも以東海区と本州太平洋の１ペアであった。その他の地域の組合せでは，卵径および孕卵数ともに全ての地域間で統計学的な違いが認められた。したがって，繁殖形質についても地域的な差異が存在するものと考えられる。

各水系の河口緯度と卵径の関係では，いずれの海域でも両者に相関関係はみられなかった（Fig. 11, Table 2)。一方，河口緯度と孕卵数の関係では，オホーツク海において高緯度になるのに従って孕卵数が増加する傾向が見られた。Salo（1991）は，サケに関する総説のなかで，アジア側のサケでは，卵径が北に位置する個体群よりも南に位置する個体群で大きいことを指摘している。また，孕卵数については，一般的に南の個体群よりも北の個体群で多くなる傾向があるという。本研究では，オホーツク海に面したサケ個体群の孕卵数について，Salo（1991）の指摘と同様の現象を認めたことになる。なお，ここに挙げなかった海域では，水系の河口緯度に伴う卵径，孕卵数の増減傾向は確認されなかった。ここで１つの疑問が生じる。メス親魚の繁殖投資量がほぼ一定であると仮定するならば，オホーツク海側の個体群では，高緯度地域において孕卵数が増加するにつれて，卵容量の減少（すなわち卵径の小型化）が予想される。ところが，オホーツク海における卵径と河口緯度の順位相関係数はρ=0.516であり，統計学的に有意な相関係数ではないが，むしろ高緯度地域で卵サイズが大型化する傾向を示していた。このような現象に対する解釈として，地域によって繁殖へむけるエネルギー量，すなわち繁殖投資量が違っている可能性が考えられる。あるいは，孕卵数を測定した時点における個体の成熟状態が影響していた可能性も否定できない。多くの水系では，人工ふ化放流事業のために採卵を行う時に繁殖形質調査が行われている。すなわち，河川もしくは蓄養池で十分成熟した（つまり，排卵した）個体からサンプリングを実施している。したがって，仮にその個体が一部の卵を既に放卵した後だったとしても，それを評価することはできない。実際，Salmon Databaseに集められていたデータでは，極端に孕卵数の少ない個体も見られており，本研究において孕卵数の外れ値として除外した284個体の内訳をみると，孕卵数1,000粒以下が57個体，同1,000～2,000粒が195個体，2,000～3,000粒が０個体，そして3,000粒以上が32個体となっており，除外した個体で最も孕卵数が少なかったのは僅か116粒であった。今回，尾叉長と孕卵数の回帰分析の残差から外れ値を決定したが，この方法で孕卵数の少ない個体（既に放卵した可能性のある個体）を完璧に除去することができた保証はない。したがって，特に孕卵数の評価については，個体のサンプリング条件をより厳密に定める必要があるだろう。

1994～2008年度について，地域ごとに卵径および孕卵数の経年変動を比較した結果（Fig. 12, Table 6)，卵径では類似の経年変動を示した地域がオホーツク海区と北日本海区，根室海区とえりも以東海区，本州太平洋と本州日本海の３ペアのみだったのに対して，孕卵数では類似の経年変動を示した地域の組合せは10ペアに及んだ（オホーツク海区と根室海区，オホーツク海区とえりも以西海区，オホーツク海区と本州太平洋，オホーツク海区と本州日本海，北日本海区とえりも以西海区，北日本海区と本州太平洋，北日本海区と本州日本海，えりも以西海区と本州太平洋，えりも以西海区と本州日本海，本州太平洋と本州日本海)。したがって，卵径の経年変動よりも孕卵数の経年変動のほうが，より広域で変動パターンが同調する傾向にあるのかもしれない。卵サイズは子のふ化時の体サイズに影響する要因であり，大型卵から生まれた仔魚は小型卵から生まれた仔魚に比べて，体サイズが大きく，より大きな卵黄嚢を持ち（Salo, 1991)，この卵サイズに依存した体サイズの違いは，浮上した稚魚まで

継続する（Beacham *et al.*, 1985）。また一般に，サケ科魚類の稚魚では，体サイズがその後の生残にも影響する（Einum and Fleming, 1999）。つまり，卵サイズの年変動が大きくなると，子の生残の年変動が大きくなってしまうため，各水系に適応した卵サイズは年変動の幅が小さく，結果として広域で年変動が同調しにくいのかもしれない。その一方で，卵サイズと孕卵数にはトレードオフの関係が成立するため，繁殖に投資できるエネルギーが成長や環境によって年変動する場合（Quinn *et al.*, 2011），その影響は孕卵数の年変動となって現れやすいと考えられる。その結果，孕卵数の経年変動は，より広い地域で同調した可能性が考えられる。Fleming and Gross（1990）も，ある環境下で卵サイズが比較的一定なのに対して，孕卵数は繁殖投資量に応じて変化すること指摘している。

本研究では，日本系サケ4年魚の卵径および孕卵数に，経年的な増加あるいは減少傾向（経年トレンド）があることを示した。卵径では，根室海区およびえりも以東海区において増加傾向が，反対に，本州太平洋および本州日本海では減少傾向がそれぞれ認められた。孕卵数についても，増加傾向を示したのは，オホーツク海区，北日本海区，えりも以西海区，本州太平洋，および本州日本海の5地域に及んだ。卵径について，地域により全く逆の経年トレンドが観察された理由はよく分からないが，GLMのYear変数の推定パラメータ値と年度の間には，統計学的に有意な負の相関が検出された。このことは，地域や水系といった卵径の変動に影響する可能性のある要因を統計学的に制御した後でも，年変動には減少傾向が認められることを示唆する。さらに孕卵数に関するGLMでも，統計学的には有意でないものの，Year変数の推定パラメータ値と年度との間に$\rho = 0.486$という順位相関が存在した。すなわち，孕卵数については，地域や水系の影響を統計学的に除去した後において，どちらかというと増加傾向がみられることを意味する。卵径と孕卵数に逆の経年トレンドを捉えた本研究の結果は，両者にトレードオフの関係が存在するという生活史戦略の理論にも符合する。

北米を中心に，人工ふ化放流が太平洋サケ属魚類の卵サイズに及ぼす影響が検討されており，ふ化放流事業がギンザケでは卵サイズの大型化に，またマスノスケでは小型化にそれぞれ影響したという報告がある（Fleming and Gross, 1990; Heath *et al.*, 2003）。しかし，これらの研究に対する反証も存在し，ギンザケやマスノスケの卵サイズに人工ふ化放流が影響した証拠は認められないという報告もある（Beacham, 2010）。人工ふ化放流がサケ属魚類の繁殖形質に影響するメカニズムとして，自然の産卵床では礫サイズが卵サイズの制限要因となっているが，その制限からふ化場では解放されるために卵サイズが大型化するという説，あるいは，ふ化場の飼育環境が天然よりも穏やかであるため，生残の期待できる大きな子（すなわち，大型卵）を生む必要がなくなり，その結果，孕卵数が増加するという説などがある（Beacham, 2010）。メカニズムは異なるものの，どちらの説にも共通するのは，人工ふ化事業がふ化場の環境に合致した上記のような特性を持つ個体を非意図的に選択することで，繁殖形質の遺伝的特性が人為的に変化してしまう点である。日本は北太平洋でも人工ふ化放流が盛んな地域であり，その歴史は130年以上昔に遡る。本研究で扱った水系も，人工ふ化放流が実施されているものばかりである。そのような状況で繁殖形質に経年トレンドが検出された意味は極めて大きい。しかし，繁殖形質を調査している水系は，1994～2008年度の間にいずれの地域でも減少しており（Figs. 12, 13），調査された水系の減少に伴って，ある特定水系の観測値が年平均値の算出に強く影響するようになった可能性も否定できない。これが見かけ上，経年トレンドの発生に関与していることも考えられる。日本系サケの繁殖形質において，経年トレンドが存在するか否かをより厳密に評価するためには，先に述べた供試魚の成熟状態を揃えると同時に，サンプリングする水系を年によって大きく変えず，毎年同様なモニタリングを継続することが重要である。

本研究では，生活史形質における雌雄比較も実施した。その結果，多くの地域において，河川そ上盛期の沿岸SSTはオスのほうがメスよりも高く，尾叉長はオスがメスよりも大型であり，成熟年齢はオスがメスよりも若齢であるという結果を得た。これらの性差は，オスのほうがメスよりも早く産卵場に出現すること，性淘汰を通じてオスがメスよりも大型に進化したこと，そして，オスのほうがメスよりも成熟年齢にバリエーションがある一方で，メスは繁殖投資量（孕卵数）を確保するために極端な小型（若齢）魚が出現しにくいこと等の理由（Salo, 1991; Quinn, 2005）により説明可能である。その一方で，各生活史形質の変化にみられた水系の河口緯度に応じた変化や，地域ごとの経年変化は，雌雄間で類似した変動様式を示した。したがって，おのおの生活史形質に認められる性差を維持しつつ，各水系あるいは各地域の雌雄は，環境変動に対して類似の応答をしていることが推察された。

本研究では，日本系サケの生活史形質について全国7地域の特徴を捉えることができたが，そのなかでも特に本州日本海のサケ個体群の特異性が顕著であった。これまで，資源変動パターンが日本海に位置する

北日本海区と本州日本海で同調しないことが報告されているが（Saito and Nagasawa, 2009），そ上時期，体サイズ，成熟年齢，繁殖形質についても両地域は異質であり，これらの形質は津軽海峡を隔てて明瞭に異なっていた。本州日本海は，資源水準が日本で最も低い地域であり，沿岸漁業資源としてのサケの重要度は多獲地帯の北海道や本州太平洋の北部に比べれば高くはないのかもしれない。事実，当該地域のふ化場は老朽化，ふ化場職員の高齢化，後継者不足が懸念されている（社団法人本州鮭鱒増殖振興会，1996）。しかし，これらの地域個体群はサケ分布域の最南限域に位置しており（Salo, 1991），最も高水温の環境に適応した形質を持つ可能性が高い。さらに，サケ属魚類が日本海周辺で分化し，日本海から太平洋へと分布域を拡大していったとする仮説（Neave, 1958）は，環太平洋のサケ集団のミトコンドリアDNAを調べた結果からも支持されており，環日本海で誕生したサケがロシア地域を経て北米地域にその分布域を徐々に広げて行ったことが推察されるという（阿部・佐藤，2009）。すなわち，日本海のサケ地域個体群は歴史的にも古く，ユニークな集団である可能性が考えられる。漁業資源としての関心の低さから，これら地域個体群の存続が危機に瀕することのないよう配慮するとともに，生物学的モニタリングを着実に継続し，本地域個体群の状態を監視していくことが極めて重要である。また，本研究ではふ化放流が実施されている水系を対象に生活史特性を俯瞰してきたが，自然再生産により維持されているサケ個体群の存在も次第に明らかになってきた（Miyakoshi *et al.*, 2012）。人工ふ化放流魚との比較を可能にし，人工ふ化放流事業に伴うリスク軽減を検討するためにも，今後，自然再生産個体群を対象にした生物学的なモニタリングを展開していく必要があると考える。

謝　辞

本研究で使用したデータは，Salmon Databaseとして1994年以降，全国の主要な沿岸漁業組合および水系単位で収集されてきたものである。調査にご協力いただいた北海道および本州各県の行政ならびに試験研究機関，漁業協同組合ならびにふ化放流事業の実施団体の皆様にお礼申し上げる。また，データの収集およびデータベースの編纂作業にあたられた旧水産庁北海道さけ・ますふ化場（現，北海道区水産研究所さけます資源部），東北区水産研究所，日本海区水産研究所の職員諸氏にお礼申し上げる。Salmon Databaseで収集された各水系の河口位置の編集作業では，水産総合研究センター北海道区水産研究所さけます資源部所属の金子薫氏にご協力いただいた。また，本稿に対して2名の査読者から有益なご指摘およびご助言をいただいたことに感謝申し上げる。

文　献

阿部周一，佐藤俊平，2009：サケ類のゲノム生物学と資源の遺伝的管理．「サケ学入門—自然史・水産・分化」（阿部周一　編著），北海道大学出版会，札幌，pp. 101-117.

Beacham T. D., 2010: Revisiting trends in the evolution of egg size in hatchery-enhanced populations of Chinook salmon from British Columbia. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **139**, 579-585.

Beacham T. D., and Murray C. B., 1986: Comparative developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Fraser River, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 252-262.

Beacham T. D., and Murray C. B., 1987: Adaptive variation in body size, age, morphology, egg size, and developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 244-261.

Beacham T. D.,Withler F. C., and Morley R. B., 1985: Effect of egg size on incubation time and alevin and fry size in chum salmon (*Onocorhynchus keta*) and coho salmon (*O. kisutch*). *Can. J. Zool.*, **63**, 847-850.

Beacham T. D., Sato S., Urawa S., Le K. D., and Metklo M., 2008: Population structure and stock identification of chum salmon *Oncorhynchus keta* from Japan determined by microsatellite DNA variation. *Fish. Sci.*, **74**, 983-994.

Bernatchez L., and Wison C. C., 1998: Comparative phylogeography of Nearctic and Plalearctic fishes. *Mol. Ecol.*, **7**, 431-452.

Bigler B. S., Welch D. W., and Helle J. H., 1996: A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 455-465.

Brett J. R., 1995: Energetics, in "Physiological Ecology of Pacific Salmon" (ed. by Groot C., Margolis L., and Clarke W. C.), UBC Press, Vancouver, pp. 3-68.

Crozier L. G., Hendry A. P., Lawsom P. W., Quinn T.

P., Mantua N. J., Battin J., Shaw R. G., and Huey R. B., 2008: Potential responses to climate change in organisms with complex life histories: evolution and plasticity in Pacific salmon. *Evol. Appl.*, **1**, 252-270.

独立行政法人水産総合研究センター，2009：地球温暖化とさかな．成山堂書店，東京，184 pp.

Einum S., and Fleming I. A., 1999: Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266**, 2095-2100.

Fleming I. A., and Gross M. R., 1990: Latitudinal clines: A trade-off between egg number and size in Pacific salmon. *Ecology*, **71**: 1-11.

Gaston K. J., and McArdle B. H., 1994: The temporal variability of animal abundances: measures, methods and patterns. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **345**, 335-358.

長谷川英一，奈良和俊，広井　修，2004：親魚標識放流結果を利用した網揚げ規制効果の見積もり方法についての一考察．さけ・ます資源管理センター技術情報，**170**，17-49.

Hasselman D. J., Ricard D., and Bentzen P., 2013: Genetic diversity and differentiation in a wide ranging anadromaous fish, American shad (*Alosa sapidissima*), is correlated with latitude. *Mol. Ecol.*, **22**, 1558-1573.

Heath D. D., Heath J. W., Bryden C. A., Johnson R. M., and Fox C. W., 2003: Rapid evolution of egg size in captive salmon. *Science*, **299**, 1738-1740.

Helle J. H., and Fukuwaka M., 2009: Body size of maturing chum salmon in relation to sea surface temperatures in the eastern Bering Sea. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **5**, 303-319.

Hiroi O., 1998: Historical trends of salmon fisheries and stock conditions in Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 23-27.

Hodgson S., and Quinn T. P., 2002: The timing of adult sockeye salmon migration into fresh water: adaptations by populations to prevailing thermal regimes. *Can. J. Zool.*, **80**, 542-555.

入江隆彦，1990：海洋生活初期のサケ稚魚の回遊に関する生態学的研究．西水研研報，**68**，1-142.

石田行正，2009：サケの分布はどこに？―回遊魚への影響―．「地球温暖化とさかな」（独立行政法人水産総合研究センター編），成山堂書店，東京，pp. 48-58.

Ishida Y., Ito S., Kaeriyama M., McKinnell S., and Nagasawa K., 1993. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**, 290-295.

石黒直哉，西田　睦，2004：サケ・マス類の系統と進化．「サケ・マスの生態と進化」（前川光司　編），文一総合出版，東京，pp. 15-41.

Kaeriyama M., 1989: Aspects of salmon ranching in Japan. *Physiol. Ecol. Japan*, **1**, 625-638.

Kaeriyama M., 1998: Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, populations released from Hokkaido, Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 90-102.

Kaeriyama M., 1999: Hatchery programmes and stock management of salmonid populations in Japan, in "Stock Enhancement and Sea Ranching" (ed. by Howell B. R., Moksness E., and Svåsand T.), Blackwell Science, Oxford, pp. 153-167.

帰山雅秀，眞山　紘，1996：野生産サケの復活をめざして．魚と卵，**165**，41-52.

Kaeriyama M., and Edpalina R. R., 2004: Evaluation of the biological interaction between wild and hatchery population for sustainable fisheries management of Pacific salmon, in "Stock Enhancement and Sea Ranching Developments, Pitfalls and Opportunities" (ed. by Leber K. M., Kitada S., Blankenship H. L., and Svåsand T.), Blackwell, Oxford, pp. 247-259.

帰山雅秀，浦和茂彦，1990：北日本におけるサケ科魚類の幽門垂数．北海道さけ・ますふ研報，**44**，1-9.

菊地覚助，1955：石狩川鮭遡上盛期の変遷について．魚と卵，**50**，6-11.

Kobayashi T., 1980: Salmon Propagation in Japan, in "Salmon Ranching" (ed. by Thorpe J. E.), Academic Press, London, pp. 91-107.

小林哲夫，2009：日本サケ・マス増殖史．北海道大学出版会，札幌，310 pp.

Kovach R. P., Gharrett A. J., and Tallmon D. A., 2012: Genetic change for earlier migration timing in a pink salmon population. *Proc. R. Soc. B.*, **279**, 3870-3878.

待鳥精治，1978：本州日本海沿岸地方のシロザケ増殖と水温問題．さけとます，**20**，6-23.

真山　紘，1986：そ上・産卵時期から見たサケ属魚類の種特性．大槌臨界研究センター報告，**12**，119-

121.

眞山　紘，加藤　守，関　二郎，清水幾太郎，1982：石狩川産鮭の生態調査 — I 1979年春放流稚魚の降海移動と沿岸帯での分布回遊．北海道さけ・ますふ研報，**36**，1-17.

Mayama H., and Ishida Y., 2003: Japanese studies on the early ocean life of juvenile salmon. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **3**, 41-67.

三原健夫，伊藤　繁，蜂谷俊雄，市川美代枝，1951：北海道に於ける鮭鱒漁況の変動に関する研究（第1報）（鮭の漁況について）．北海道さけ・ますふ研報，**6**，27-133.

Miyakoshi Y., Urabe H., Saneyoshi H., Aoyama T., Sakamoto H., Ando D., Ksugai K., Mishima Y., Takada M., and Nagata M., 2012: The occurrence and run timing of naturally spawning chum salmon in northern Japan. *Environ. Biol. Fish.*, **94**, 197-206.

Morita K., and Fukuwaka M., 2007: Why age and size at maturity have changed in Pacific salmon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **335**, 289-294.

Morita K., Morita S. H., Fukuwaka M., Matsuda H., 2005. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **62**, 2752-2759.

森田健太郎，高橋　悟，大熊一正，永沢　亨，2013：人工ふ化放流河川におけるサケ野生魚の割合推定．日水誌，**79**，206-213.

Morita K., Saito T., Miyakoshi Y., Fukuwaka M., Nagasawa T., and Kaeriyama M., 2006: A review of Pacific salmon hatchery programmes on Hokkaido Island, Japan. *ICES J. Mar. Sci.*, **63**, 1353-1363.

長澤和也，1992：「人工増殖されたサケ・マス類と天然サケ・マス類の生物学的相互作用に関する国際シンポジウム」に参加して．魚と卵，161，55-58.

Neave F., 1958: The origin and speciation of *Oncorhynchus*. *Trans. Royal. Soc. Can.*, **52** (series 3), 25-39.

小川　元，2010：シロザケ：増殖事業が抱える問題と将来像．日水誌，**76**，250-251.

Okazaki T., 1982: Geographical distribution of allelic variations of enzymes in chum salmon Oncorhynchus keta, river populations of Japan and the effects of transplantation. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1525-1535.

大屋善延，1954a：石狩川鮭遡上盛期の変遷について．魚と卵　**47**，19-23.

大屋善延，1954b：河川間の鮭遡上形態の類似性について．北海道さけ・ますふ研報，**9**，113-125.

Quinn T. P., 2005: The Behavior and Ecology of Pacific Salmon & Trout. American Fisheries Society, Bethesda, 378 pp.

Quinn T. P., and Adams D. J., 1996: Environmental changes affecting the migratory timing of American shad and sockeye salmon. *Ecology*, **77**, 1151-1162.

Quinn T. P., Seamons T. R., Vollestad L. A., and Duffy E., 2011: Effects of growth and reproductive history on the egg size-fecundity trade-off in steelhead. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **140**, 45-51.

Saito T., Shimizu I., Seki J., Kaga T., Hasegawa E., Saito H., and Nagasawa K., 2010: Can research on the early marine life stage of juvenile chum salmon *Onorhynchus keta* forecast returns of adult salmon? A case study from eastern Hokkaido, Japan. *Fish. Sci.*, **76**, 909-920.

Saito T., and Nagasawa K., 2009: Regional synchrony in return rates of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Japan in relation to coastal temperature and size at release. *Fish. Res.*, **95**, 14-27.

Saito T., Watanabe K., Sasaki K., Kogarumai S., and Morita S. H., 2012: Cyclic fluctuations in chum salmon abundance along the Pacific coast of Hokkaido, Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep.*, **8**, 36-37.

Saito T., Kaga T., Hasegawa E., and Nagasawa K., 2011: Effects of juvenile size at release and early marine growth on adult return rates for Hokkaido chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in relation to sea surface temperature. *Fish. Oceanogr.*, **20**, 278-293.

斎藤寿彦，渡邉久爾，2012．サケ（シロザケ）日本系．「平成23年度国際漁業資源の現況」（水産庁・独立行政法人水産総合研究センター編）．http://kokushi.job.affrc.go.jp/, 7 pp.

Salo E. O., 1991: Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*), in "Pacific Salmon Life Histories" (ed. by Groot C. and Margolis L.), UBC Press, Vancouver, pp. 231-309.

佐野誠三，1951：日本近海産鮭の系統と回帰性．北海道さけ・ますふ研報，**6**，1-10.

佐野誠三，1959：北日本産サケ属の生態と蕃殖につい

て．北海道さけ・ますふ研報，**14**，21-90.

Sano S., 1966: 3. Chum salmon in the Far East, in "Salmon of the North Pacific Ocean - Part III. A review of the life history of north Pacific salmon" *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, **18**, 41- 57.

佐野誠三，久保達郎，1946：北海道各河川遡上鮭（*O. keta*）の生態調査　1．北海道さけ･ますふ研報，**1**，1-11.

佐野誠三，久保達郎，1947：北海道各河川遡上鮭（*O. keta*）の生態調査　2．北海道さけ･ますふ研報，**2**，51-58.

Sato S., Kojima H., Ando J., Ando H., Wilmot R. L., Seeb L. W., Efremov V., LeClair L., Buchholz W., Jin D. H., Urawa S., Kaeriyama M., Urano A., and Abe S., 2004: Genetic population structure of chum salmon in the Pacific Rime inferred from mitochondrial DNA sequence variation. *Environ. Biol. Fish.*, **69**, 37-50.

関　二郎，2005：北海道太平洋沿岸域におけるサケ幼稚魚の摂餌特性と餌料環境に関する研究．さけ・ます資源管理センター研究報告，**7**，1-104.

社団法人本州鮭鱒振興会，1996：本州鮭鱒四十年史．135 pp.

Stearley R. F., and Smith G. R., 1993: Phylogeny of the Pacific Trouts and Salmons (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **122**, 1-33.

水産庁北海道さけ・ますふ化場，1997：平成８年度事業成績書．132 pp.

宇部　稔，1992：岩手県を中心とした本州高家費用沿岸におけるサケの増殖と資源動態．北海道さけ・ますふ化場技術情報，**161**，17-27.

Ueno, Y., and Ishida Y., 1996: Summer distribution and migration routes of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) originating from rivers in Japan. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **33**, 139-147.

浦和茂彦，2000：日本系サケの回遊経路と今後の研究課題．さけ・ます資源管理センターニュース，**5**，3-9.

渡辺宗重，1955：北海道産鮭の卵に関する二・三の観察　特に卵の大いさより見たる鮭の系統について．北海道さけ・ますふ研報，10，7-20.

Wootton R. J., 1998: Ecology of Teleost Fishes Second edition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 386 pp.

Yatsu A., and Kaeriyama M., 2005: Linkages between coastal and open-ocean habitats and dynamics of Japanese stocks of chum salmon and Japanese sardine. *Deep Sea Res. II* **52**, 727-737.

Appendix. River-mouth locations of rivers where the data of chum salmon were used in this study. The abbreviations of regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1.

No.	Region	River name	Latitude Longitude
1	OH	Iwaobetsu River	44°6'29.4"N 145°2'31.3"E
2	OH	Onnebetsu R.	44°0'45.6"N 144°55'0.8"E
3	OH	Okushibetsu R.	43°55'26.0"N 144°45'9.3"E
4	OH	Shari R.	43°55'1.4"N 144°39'33.2"E
5	OH	Yanbetsu R.	43°55'42.3"N 144°29'31.1"E
6	OH	Mokoto R.	43°58'4.9"N 144°19'41.6"E
7	OH	Abashiri R.	44°1'23.6"N 144°16'40.6"E
8	OH	Notori Lake	44°6'15.8"N 144°11'15.2"E
9	OH	Tokoro R.	44°7'25.6"N 144°4'52.6"E
10	OH	Saromabetsu R.	44°5'6.9"N 143°56'5.6"E
11	OH	Yubetsu R.	44°13'53.8"N 143°37'12.1"E
12	OH	Mobetsu R.	44°19'40.1"N 143°22'42.6"E
13	OH	Shokotsu R.	44°22'47.5"N 143°19'20.2"E
14	OH	Okoppe R.	44°28'54.5"N 143°7'55.4"E
15	OH	Oumu R.	44°33'47.3"N 142°59'11.8"E
16	OH	Horonai R.	44°39'38.1"N 142°52'33.3"E
17	OH	Tokushibetsu R.	44°50'33.0"N 142°39'27.5"E
18	OH	Kitami-horobetsu R.	44°53'20.9"N 142°37'25.8"E
19	OH	Tonbetsu R.	45°8'14.5"N 142°23'14.8"E
20	OH	Saruhutsu R.	45°16'52.8"N 142°13'41.6"E
21	OH	Onishibetsu R.	45°20'35.3"N 142°9'44.2"E
22	OH	Chiraibetsu R.	45°22'47.0"N 142°5'31.0"E
23	SJ	Higashinodottomari R.	45°13'48.5"N 141°15'53.8E
24	SJ	Kotobukigawa R.	45°13'21.2"N 141°17'6.8"E
25	SJ	Asahi R.	45°11'33.0"N 141°19'7.5"E
26	SJ	Osawa R.	45°26'0.0"N 141°1'1.5"E
27	SJ	Masuhoro R.	45°26'12.7"N 141°51'38.6"E
28	SJ	Teshio R.	44°52'44.8"N 141°44'20.4"E
29	SJ	Enbetsu R.	44°43'17.1"N 141°46'53.5"E
30	SJ	Nobusha R.	43°52'34.0"N 141°35'1.1"E
31	SJ	Shokanbetsu R.	43°51'19.8"N 141°30'35.9"E
32	SJ	Hamamasu R.	43°34'59.9"N 141°23'4.7"E
33	SJ	Atsuta R.	43°23'48.4"N 141°25'50.4"E
34	SJ	Ishikari R.	43°16'11.1"N 141°22'17.6"E
35	SJ	Yoichi R.	43°11'42.2"N 140°47'29.0"E
36	SJ	Furubira R.	43°15'46.9"N 140°38'46.2"E
37	SJ	Furuu R.	43°8'26.5"N 140°25'51.2"E
38	SJ	Nozuka R.	42°58'50.3"N 140°30'6.9"E
39	SJ	Shiribetsu R.	42°52'42.1"N 140°21'50.9"E
40	SJ	Shubuto R.	42°46'0.3"N 140°15'20.5"E
41	SJ	Tomarigawa R.	42°42'5.6"N 140°3'25.7"E
42	SJ	Toshibetsu R.	42°25'29.3"N 139°50'36.8"E
43	SJ	Raruishi R.	42°21'49.9"N 139°48'8.9"E
44	SJ	Ken-ichi R.	42°7'6.2"N 140°0'53.1"E
45	SJ	Ainumanai R.	42°4'3.3"N 140°4'5.2"E
46	SJ	Hiyama-himekawa R.	41°58'24.3"N 140°7'58.2"E
47	SJ	Assabu R.	41°55'18.2"N 140°8'25.3"E
48	SJ	Amano R.	41°48'17.3"N 140°6'30.0"E
49	SJ	Ishizaki R.	41°42'21.1"N 140°1'22.9"E
50	SJ	Oyobe R.	41°25'50.6"N 140°7'41.2"E

Appendix. Continued.

No.	Region	River name	Latitude Longitude
51	NE	Rusa R.	44°8'19.6"N 145°15'53.8"E
52	NE	Rausu R.	44°1'6.3"N 145°11'38.1"E
53	NE	Shunkarikotan R.	43°56'18.4"N 145°7'35.1"E
54	NE	Uebetsu R.	43°51'38.5"N 145°5'54.6"E
55	NE	Motosakimui R.	43°49'33.5"N 145°5'9.3"E
56	NE	Kunbetsu R.	43°47'32.0"N 145°3'48.8"E
57	NE	Churui R.	43°43'39.0"N 145°5'28.8"E
58	NE	Ichani R.	43°41'32.9"N 145°6'56.7"E
59	NE	Shibetsu R.	43°40'19.1"N 145°7'47.9"E
60	NE	Tohoro R.	43°36'28.0"N 145°11'54.3"E
61	NE	Shunbetsu R.	43°32'6.5"N 145°14'16.5"E
62	NE	Tokotan R.	43°29'5.4"N 145°15'3.1"E
63	NE	Nishibetsu R.	43°23'2.9"N 145°17'25.5"E
64	NE	Furen R.	43°19'16.5"N 145°15'5.4"E
65	NE	Bettouga R.	43°15'47.4"N 145°23'18.8"E
66	EP	Charabetsu R.	43°10'57.5"N 145°22'16.0"E
67	EP	Horoto R.	43°8'42.3"N 145°8'49.2"E
68	EP	Shinkawa R.	43°4'45.6"N 145°6'20.4"E
69	EP	Mochirippu R.	43°1'1.6"N 145°0'31.3"E
70	EP	Bekanbeushi R.	43°4'29.9"N 144°51'36.0"E
71	EP	Chorobetsu R.	42°57'4.0"N 144°31'55.6"E
72	EP	Kushiro R.	42°59'50.6"N 144°21'28.3"E
73	EP	Charo R.	42°56'49.5"N 144°3'57.3"E
74	EP	Tokachi R.	42°41'33.8"N 143°39'50.8"E
75	EP	Rekifune R.	42°26'53.2"N 143°24'44.8"E
76	EP	Monbetsu R.	42°25'4.6"N 143°23'27.4"E
77	EP	Komonbetsu R.	42°24'39.8"N 143°23'8.2"E
78	EP	Toyoni R.	42°22'36.2"N 143°21'46.4"E
79	EP	Rakko R.	42°18'44.2"N 143°19'35.0"E
80	EP	Hiroo R.	42°16'50.6"N 143°19'9.0"E
81	EP	Saruru R.	42°7'27.7"N 143°19'0.7"E
82	WP	Utabetsu R.	41°59'44.0"N 143°9'41.1"E
83	WP	Nikanbetsu R.	42°3'43.7"N 143°4'0.7"E
84	WP	Hidaka-horobetsu R.	42°8'23.2"N 142°50'44.2"E
85	WP	Motoura R.	42°11'32.4"N 142°40'49.0"E
86	WP	Mitsuishi R.	42°14'40.4"N 142°34'11.3"E
87	WP	Shizunai R.	42°19'44.3"N 142°22'2.8"E
88	WP	Niikappu R.	42°21'41.8"N 142°18'17.1"E
89	WP	Saru R.	42°30'7.8"N 142°0'33.0"E
90	WP	Mukawa R.	42°33'35.8"N 141°55'10.2"E
91	WP	Nishitappu R.	42°36'19.7"N 141°30'11.9"E
92	WP	Shiraoi R.	42°32'17.2"N 141°20'31.9"E
93	WP	Shikiu R.	42°29'49.8"N 141°16'19.2"E
94	WP	Ayoro R.	42°27'16.8"N 141°12'26.4"E
95	WP	Noboribetsu R.	42°26'50.8"N 141°10'43.0"E
96	WP	Osaru R.	42°28'23.7"N 140°50'10.4"E
97	WP	Nukibetsu R.	42°35'6.5"N 140°42'2.8"E
98	WP	Oshamanbe R.	42°31'20.3"N 140°23'23.3"E
99	WP	Kunnui R.	42°25'55.2"N 140°19'22.2"E
100	WP	Yurappu R.	42°16'7.0"N 140°16'48.2"E
101	WP	Torisaki R.	42°6'39.1"N 140°34'8.0"E
102	WP	Oshironai R.	42°6'45.2"N 140°36'12.7"E

Appendix. Continued.

No.	Region	River name	Latitude Longitude
103	WP	Shikabe R.	42°2'8.0"N 140°49'13.5"E
104	WP	Ofune R.	41°57'24.1"N 140°55'46.7"E
105	WP	Yajiri R.	41°50'16.6"N 141°8'38.1"E
106	WP	Shirikishinai R.	41°45'35.5"N 141°5'3.8"E
107	WP	Haraki R.	41°43'40.9"N 141°2'14.5"E
108	WP	Shiodomari R.	41°45'34.9"N 140°51'19.5"E
109	WP	Ono R.	41°49'12.4"N 140°39'11.4"E
110	WP	Hekirichi R.	41°49'10.3"N 140°39'2.4"E
111	WP	Moheji R.	41°45'56.8"N 140°36'30.6"E
112	WP	Daitobetsu R.	41°44'14.8"N 140°34'53.7"E
113	WP	Kamekawa R.	41°42'5.5"N 140°30'59.3"E
114	WP	Shiriuchi R.	41°35'41.9"N 140°25'42.9"E
115	WP	Fukushima R.	41°28'49.4"N 140°15'32.8"E
116	HP	Higashidori-oippe R.	41°10'2.6"N 141°23'25.2"E
117	HP	Rokkasho-oippe R.	40°58'28.7"N 141°23'10.4"E
118	HP	Oirase R.	40°36'15.3"N 141°27'47.6"E
119	HP	Gonohe R.	40°35'18.8"N 141°28'14.4"E
120	HP	Mabechi R.	40°32'28.5"N 141°30'23.2"E
121	HP	Niida R.	40°31'49.8"N 141°31'23.4"E
122	HP	Noushi R.	41°21'48.1"N 141°21'20.0"E
123	HP	Ohata R.	41°24'42.0"N 141°10'0.2"E
124	HP	Ikokuma R.	41°29'19.7"N 140°59'49.0"E
125	HP	Kozai R.	41°26'1.2"N 140°51'50.8"E
126	HP	Kawauchi R.	41°11'47.5"N 140°59'28.6"E
127	HP	Nagashita R.	41°12'48.5"N 141°6'49.2"E
128	HP	Nagasawa R.	40°59'44.1"N 140°54'56.2"E
129	HP	Noheji R.	40°52'17.3"N 141°6'54.8"E
130	HP	Nonai R.	40°50'57.6"N 140°48'51.0"E
131	HP	Shimizu R.	40°55'49.0"N 141°1'2.8"E
132	HP	Kanita R.	41°2'44.0"N 140°38'43.0"E
133	HP	Kawajiri R.	40°25'18.1"N 141°42'25.0"E
134	HP	Uge R.	40°18'55.1"N 141°46'57.6"E
135	HP	Kouge R.	40°17'45.5"N 141°47'42.2"E
136	HP	Iwate-kuji R.	40°12'5.8"N 141°47'56.7"E
137	HP	Ube R.	40°6'51.5"N 141°49'47.3"E
138	HP	Akka R.	40°3'22.4"N 141°51'1.8"E
139	HP	Fudai R.	40°0'55.8"N 141°53'57.3"E
140	HP	Aketo R.	39°56'45.5"N 141°56'44.2"E
141	HP	Matsumae R.	39°55'1.8"N 141°56'28.2"E
142	HP	Omoto R.	39°51'4.3"N 141°58'30.4"E
143	HP	Settai R.	39°48'44.0"N 141°59'1.4"E
144	HP	Taro R.	39°44'4.2"N 141°58'26.4"E
145	HP	Onappe R.	39°41'27.6"N 141°58'2.9"E
146	HP	Heii R.	39°38'20.5"N 141°57'52.2"E
147	HP	Tsugaruishi R.	39°35'15.3"N 141°56'54.6"E
148	HP	Omoe R.	39°34'35.8"N 142°1'43.4"E
149	HP	Iwate-osawa R.	39°28'52.3"N 141°58'18.0"E
150	HP	Sekiguchi R.	39°28'24.7"N 141°57'18.8"E
151	HP	Orikasa R.	39°26'57.2"N 141°57'48.8"E
152	HP	Otsuchi R.	39°21'20.0"N 141°54'39.2"E
153	HP	Kozuchi R.	39°21'16.1"N 141°54'34.6"E
154	HP	Unozumai R.	39°19'57.0"N 141°53'50.6"E

Appendix. Continued.

No.	Region	River name	Latitude Longitude
155	HP	Mizuumi R.	39°18'4.2"N 141°53'15.2"E
156	HP	Kassi R.	39°16'2.8"N 141°53'7.4"E
157	HP	Katagishi R.	39°12'6.3"N 141°51'53.0"E
158	HP	Kumano R.	39°11'30.5"N 141°52'1.0"E
159	HP	Yoshihama R.	39°8'42.0"N 141°50'10.6"E
160	HP	Urahama R.	39°6'52.9"N 141°48'52.0"E
161	HP	Ryori R.	39°2'35.8"N 141°47'47.8"E
162	HP	Sakarigawa R.	39°4'15.5"N 141°43'30.6"E
163	HP	Iwate-kesen R.	39°0'0.3"N 141°37'28.6"E
164	HP	Kitakami R.	38°32'49.3"N 141°25'24.6"E
165	HP	Kesennuma-okawa R.	38°53'9.0"N 141°35'25.6"E
166	HP	Tuya R.	38°46'4.6"N 141°30'48.6"E
167	HP	Hachiman R.	38°40'27.1"N 141°26'52.6"E
168	HP	Mizujiri R.	38°40'23.8"N 141°26'37.6"E
169	HP	Oritate R.	38°38'47.5"N 141°26'27.8"E
170	HP	Mitobe R.	38°38'22.7"N 141°27'28.2"E
171	HP	Ohara R.	38°30'48.9"N 141°27'51.4"E
172	HP	Igano R.	38°27'49.6"N 141°28'35.2"E
173	HP	Ushirogawa R.	38°22'4.9"N 141°29'15.8"E
174	HP	Naruse R.	38°22'33.0"N 141°10'29.8"E
175	HP	Takagi R.	38°22'24.8"N 141°4'18.6"E
176	HP	Nanakita R.	38°15'7.3"N 141°0'45.2"E
177	HP	Natori R.	38°10'26.5"N 140°57'43.8"E
178	HP	Abukuma R.	38°2'49.3"N 140°55'18.6"E
179	HP	Uta R.	37°48'47.0"N 140°58'19.5"E
180	HP	Mano R.	37°41'10.0"N 141°0'50.8"E

No.	Region	River name	Latitude Longitude
181	HP	Niida R.	37°38'17.3"N 141°1'27.2"E
182	HP	Odaka R.	37°34'12.5"N 141°1'33.6"E
183	HP	Ukedo R.	37°29'3.7"N 141°2'26.9"E
184	HP	Kumakawa R.	37°23'8.6"N 141°2'3.2"E
177	HP	Natori R.	38°10'26.5"N 140°57'43.8"E
178	HP	Abukuma R.	38°2'49.3"N 140°55'18.6"E
179	HP	Uta R.	37°48'47.0"N 140°58'19.5"E
180	HP	Mano R.	37°41'10.0"N 141°0'50.8"E
181	HP	Niida R.	37°38'17.3"N 141°1'27.2"E
182	HP	Odaka R.	37°34'12.5"N 141°1'33.6"E
183	HP	Ukedo R.	37°29'3.7"N 141°2'26.9"E
184	HP	Kumakawa R.	37°23'8.6"N 141°2'3.2"E
185	HP	Tomioka R.	37°20'20.9"N 141°1'40.0"E
186	HP	Ide R.	37°16'33.2"N 141°1'4.8"E
187	HP	Kido R.	37°15'49.5"N 141°0'54.8"E
188	HP	Natsui R.	37°3'15.2"N 140°58'28.8"E
189	HP	Samegawa R.	36°54'15.5"N 140°48'41.6"E
190	HP	Okita R.	36°47'42.5"N 140°45'23.0"E
191	HP	Hitachi-kuji R.	36°28'50.7"N 140°37'1.4"E
192	HP	Naka R.	36°20'10.5"N 140°35'41.8"E
185	HP	Tomioka R.	37°20'20.9"N 141°1'40.0"E
186	HP	Ide R.	37°16'33.2"N 141°1'4.8"E
187	HP	Kido R.	37°15'49.5"N 141°0'54.8"E
188	HP	Natsui R.	37°3'15.2"N 140°58'28.8"E
189	HP	Samegawa R.	36°54'15.5"N 140°48'41.6"E
190	HP	Okita R.	36°47'42.5"N 140°45'23.0"E

Appendix. Continued.

No.	Region	River name	Latitude Longitude
191	HP	Hitachi-kuji R.	36°28'50.7"N 140°37'1.4"E
192	HP	Naka R.	36°20'10.5"N 140°35'41.8"E
193	HP	Tone R.	35°44'42.4"N 140°51'3.4"E
194	HSJ	Iwaki R.	41°2'12.2"N 140°19'19.4"E
195	HSJ	Narusawa R.	40°47'16.8"N 140°14'17.6"E
196	HSJ	Nakamura R.	40°46'45.6"N 140°13'14.0"E
197	HSJ	Aomori-akaishi R.	40°45'35.6"N 140°9'25.8"E
198	HSJ	Oirase R.	40°41'14.7"N 139°57'58.6"E
199	HSJ	Azuma R.	40°39'19.8"N 139°56'13.5"E
200	HSJ	Sazanai R.	40°34'41.8"N 139°55'33.6"E
201	HSJ	Omine R.	40°31'44.7"N 139°56'47.2"E
202	HSJ	Mase R.	40°22'33.1"N 140°0'28.6"E
203	HSJ	Yoneshiro R.	40°13'17.6"N 140°0'13.4"E
204	HSJ	Nomura R.	39°58'29.2"N 139°45'57.0"E
205	HSJ	Omono R.	39°41'29.0"N 140°3'35.4"E
206	HSJ	Kimigano R.	39°33'16.4"N 140°3'13.6"E
207	HSJ	Akita-koromo R.	39°29'54.6"N 140°2'42.2"E
208	HSJ	Koyoshi R.	39°23'25.8"N 140°0'49.6"E
209	HSJ	Nishime R.	39°22'22.1"N 140°0'37.0"E
210	HSJ	Akita-akaishi R.	39°14'54.3"N 139°54'51.2"E
211	HSJ	Naso R.	39°11'11.5"N 139°54'17.2"E
212	HSJ	Kawabukuro R.	39°9'21.4"N 139°53'41.3"E
213	HSJ	Gakko R.	39°4'15.5"N 139°52'13.4"E
214	HSJ	Nikko R.	38°59'29.5"N 139°50'33.6"E
215	HSJ	Mogami R.	38°55'23.8"N 139°48'34.4"E
216	HSJ	Akagawa R.	38°50'46.4"N 139°46'57.2"E
217	HSJ	Sanze R.	38°42'25.5"N 139°39'42.8"E
218	HSJ	Ira R.	38°40'19.4"N 139°36'54.8"E
219	HSJ	Atsumi R.	38°37'17.9"N 139°35'4.8"E
220	HSJ	Shonai-oguni R.	38°36'22.1"N 139°34'27.6"E
221	HSJ	Nezugaseki R.	38°33'35.5"N 139°32'53.3"E
222	HSJ	Sanpoku-okawa R.	38°31'11.4"N 139°32'2.8"E
223	HSJ	Katsugi R.	38°29'27.3"N 139°30'51.0"E
224	HSJ	Miomote R.	38°14'34.3"N 139°26'54.6"E
225	HSJ	Arakawa R.	38°9'1.3"N 139°24'31.0"E
226	HSJ	Tainai R.	38°6'1.6"N 139°22'4.8"E
227	HSJ	Kaji R.	38°1'24.6"N 139°16'40.8"E
228	HSJ	Agano R.	37°57'41.5"N 139°7'47.0"E
229	HSJ	Shinano R.	37°56'49.4"N 139°3'58.2"E
230	HSJ	Shinano R. (Chuetsu)	37°40'1.1"N 138°46'32.0"E
231	HSJ	Tanne R.	37°20'49.8"N 138°29'14.0"E
232	HSJ	Tsubakigawa R.	38°7'29.6"N 138°26'25.5"E
233	HSJ	Kuwatori R.	37°9'49.6"N 138°8'47.3"E
234	HSJ	Nadachi R.	37°9'39.7"N 138°5'6.2"E
235	HSJ	Nou R.	37°6'5.0"N 137°58'50.4"E
236	HSJ	Konoura R.	37°5'29.5"N 137°58'2.6"E
237	HSJ	Hayakawa R.	37°3'39.1"N 137°54'44.4"E
238	HSJ	Umikawa R.	37°3'8.2"N 137°53'4.4"E
239	HSJ	Himekawa R.	37°2'24.8"N 137°49'51.0"E
240	HSJ	Toumi R.	37°1'46.7"N 137°48'38.0"E
233	HSJ	Kuwatori R.	37°9'49.6"N 138°8'47.3"E
234	HSJ	Nadachi R.	37°9'39.7"N 138°5'6.2"E

Appendix. Continued.

No.	Region	River name	Latitude Longitude
235	HSJ	Nou R.	37°6'5.0"N 137°58'50.4"E
236	HSJ	Konoura R.	37°5'29.5"N 137°58'2.6"E
237	HSJ	Hayakawa R.	37°3'39.1"N 137°54'44.4"E
238	HSJ	Umikawa R.	37°3'8.2"N 137°53'4.4"E
239	HSJ	Himekawa R.	37°2'24.8"N 137°49'51.0"E
240	HSJ	Toumi R.	37°1'46.7"N 137°48'38.0"E
241	HSJ	Sakaigawa R.	36°58'46.9"N 137°38'7.0"E
242	HSJ	Sasagawa R.	36°57'51.2"N 137°34'28.2"E
243	HSJ	Ogawa R.	36°57'39.4"N 137°32'31.6"E
244	HSJ	Irikawa R.	36°57'35.5"N 137°31'52.8"E
245	HSJ	Hiraso R.	36°55'50.5"N 137°26'8.7"E
246	HSJ	Kurobe R.	36°55'12.7"N 137°25'26.5"E
247	HSJ	Takahashi R.	36°52'52.9"N 137°25'7.6"E
248	HSJ	Kurose R.	36°51'49.4"N 137°24'46.2"E
249	HSJ	Katakai R.	36°51'33.8"N 137°24'32.6"E
250	HSJ	Fuse R.	36°51'33.8"N 137°24'32.6"E
251	HSJ	Hayatsuki R.	36°48'2.0"N 137°22'55.6"E
252	HSJ	Jouganji R.	36°45'24.5"N 137°17'42.6"E
253	HSJ	Jinzu R.	36°45'34.0"N 137°13'19.4"E
254	HSJ	Shogawa R.	36°47'17.7"N 137°4'21.2"E
255	HSJ	Oyabe R.	36°47'39.0"N 137°4'5.0"E
256	HSJ	Saigawa R.	36°36'5.6"N 136°35'9.8"E
257	HSJ	Tedori R.	36°29'18.2"N 136°28'47.4"E

水研センター研報，第39号，121－122，平成27年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 39, 121-122, 2015

和文要旨

サケ資源の現状
(Present status of chum salmon stocks)

永沢　亨（北海道区水産研究所）

サケ（*Oncorhynchus keta*）は太平洋のさけ・ます類の中でもマスノスケに次いで体サイズが大きく，カラフトマスに次いで現存量が大きい。また，サケは太平洋のさけ・ます類の中でも最も分布域が広い。サケは遡上時期の異なる「夏サケ」と「秋サケ」の２群が認識されており，アジア側において前者は主にカムチャッカ，オホーツク北部，北東サハリンおよびアムール川水系に分布し，後者は主に日本，韓国，サハリン南部およびアムール川に分布する。日本系のサケは基本的に「秋サケ」に属する。1990年代以降，北太平洋におけるサケの沿岸漁獲量は高水準を維持しているが，アジア側・北米側ともに近年，北高・南低の傾向が強まっている。アジア側のサケの高豊度は，好適な海洋環境とふ化放流事業の進展によって支えられてきたが，2000年代に入り，一部の地方では年による回帰の減少が認められるようになった。日本におけるサケ種苗の放流数は1980年代半ば以降ほぼ一定であるが，ロシアの放流数は2000年代半ば以降に増加している。

日本系サケの海洋における分布と回遊
(Ocean distribution and migration of Japanese chum salmon)

浦和茂彦（北海道区水産研究所）

日本系サケ（*Oncorhynchus keta*）の回遊ルートは，沖合域における調査船を用いた分布調査と遺伝分析や耳石標識による個体群識別技術により推定された。日本系サケは季節や発育ステージ毎に生息場所を変え，北太平洋とその周辺海域を広範囲に大回遊する。日本系サケ幼魚は春から初夏にかけて沿岸を離脱して，オホーツク海に移動して夏から秋まで生活する。11月になると水温の低下に伴い幼魚は西部北太平洋へ移動し，水温が4-6℃の狭い水域で最初の越冬を行う。越冬を終えた若齢魚（海洋年齢１年魚）は初夏（6-7月）に摂餌のためベーリング海へ移動する。水温が急激に低下する11月になると，若齢魚（海洋年齢１年魚）を含む未成魚は南東へ移動し，アラスカ湾で越冬する。未成魚はベーリング海とアラスカ湾の間を季節による南北移動を繰り返し，成熟した魚は７月頃より順次ベーリング海を離脱し，秋から初冬にかけて日本沿岸の母川に産卵のため回帰する。最も死亡が起きやすい降海後オホーツク海に至るまでの時期におけるサケの初期生残機構について集中的な研究を実施すると共に，日本系サケの主要な摂餌海域であるオホーツク海とベーリング海で資源状態と生息環境に関する長期的モニタリング調査を行うことが，サケ資源の持続的な維持と利用のため不可欠と思われる。

日本系サケの遺伝的個体群構造
(Genetic structure of chum salmon populations in Japan)

佐藤俊平（北海道区水産研究所）
浦和茂彦（北海道区水産研究所）

日本系サケ（*Oncorhynchus keta*）個体群の遺伝構造を明らかにするために，アロザイム20遺伝子座を用いて日本系サケ35河川個体群（2,447個体）を分析した。各個体群のアレリックリッチネスおよびヘテロ接合度の観察値と期待値の平均をそれぞれ計算し，その遺伝的変異性を調べるとともに，近隣結合法による系統樹の作成，分子分散分析による地理的階層性の推定，pairwise F_{ST}による遺伝的分化の推定等を行った。また過去に行われた日本系サケのマイクロサテライト分析で示された遺伝子頻度データを使用し，各個体群でのアリル数の平均，有効対立遺伝子数の平均，およびヘテロ接合度の期待値の平均をそれぞれ求めるとともに，日本系サケのマイクロサテライト分析の既存データである系統樹およびpairwise F_{ST}を引用して，アロザイム分析の結果と比較した。その結果，日本系サケの遺伝的変異性は，アロザイム分析では本州地域で高い値を示したが，マイクロサテライト分析では北海道地域の方が高い値を示した。一方，アロザイム分析のデータから，日本系サケの遺伝的個体群構造は北海道５地域（オホーツク，北海道日本海，根室，えりも以東，えりも以西），本州２地域（本州太平洋，本州日本海）の７地域個体群に分かれること，これらの地域個体群間では遺伝的分化が生じており，特に北海道地域と本州地域で大きいことなどが明らかとなり，マイクロサテライト分析による結果と一致した。以上のことより，日本系サケ個体群では過去120年以上にわたりふ化放流事業をおこなっているものの，その基本的な遺伝的枠組みは維持されているものと推察された。

日本系サケ地域個体群におけるふ化放流の現状
(Status of hatchery production of chum salmon populations in Japan)

髙橋昌也（北海道区水産研究所）

日本系サケ（*Oncorhynchus keta*）７地域個体群（オホーツク，北海道日本海，根室，えりも以東，えりも

以西，本州太平洋および本州日本海）の人工ふ化放流の実施体制，採卵時期，集団の有効な大きさ，稚魚放流期の沿岸水温，稚魚の放流時期や放流サイズの動向などを比較した。北日本にはふ化施設が246箇所あり，１施設当たりの平均放流数は約752万尾で，えりも以西や本州日本海地区に比較的小規模なふ化施設が多い。採卵のピークは，オホーツクとえりも以東で10月下旬，本州太平洋では11月下旬で経年変化が少ないが，北海道日本海，根室，えりも以西および本州日本海個体群では年代によって変化がみられた。採卵に用いる親魚の集団の有効な大きさ（Ne）は，北海道の５地域個体群を代表する河川個体群（徳志別川，石狩川，西別川，十勝川および遊楽部川）で概ね10,000以上を維持していた。稚魚を放流する時期の沿岸水温は，地域によって大きく異なり，北よりも南の方が，太平洋側より日本海側の方が水温上昇が早い傾向にあった。サケ稚魚の放流は，本州日本海で３月下旬，オホーツクで５月下旬に集中するのに対し，他の地域個体群では放流時期が年代によって変動していた。放流稚魚の体サイズは，オホーツク，北海道日本海およびえりも以東で大型化の傾向がみられたが，その他の地域個体群では1990年代以降ほぼ横ばいで推移していた。今後は、各地域個体群の持つ特性を十分に理解し，個体群の持つ多様性を維持しながら，生残に最適な放流の時期や体サイズなどを各個体群毎に追求していくことが必要である。

日本系サケの生物学的特性
(Biological characteristics of chum salmon in Japan)

斎藤寿彦（北海道区水産研究所）
岡本康孝（北海道区水産研究所）
佐々木　系（北海道区水産研究所）

日本系サケ（*Oncorhynchus keta*）の生物学的特性における地域的特徴を明らかにするため，1994～2008年度に北日本の７地域（オホーツク，北海道日本海，根室，えりも以東，えりも以西，本州太平洋および本州日本海）で採集されたサケについて，総漁獲数，河川そ上盛期，河川そ上盛期時の沿岸水温，４年魚の尾叉長，成熟年齢，４年魚の繁殖形質（卵径および孕卵数）を比較した。調べた生物学的特性の全てにおいて，地域間あるいはいくつかの地域グループ間で違いが認められた。また，いくつかの特性では河川個体群の緯度傾度に沿った変化が存在するようだった。特に，日本海に沿った河川個体群における河川そ上盛期，尾叉長，成熟年齢および卵径は，津軽海峡を境にして明瞭に変化していた。北海道では，河川そ上盛期が1960年代に比べて早くなっており，これはかつて多くの河川個体群で行われた，人工ふ化放流事業によるそ上時期の人為的改変の影響であると考えられた。河川そ上盛期の早期化により，産卵回遊時のサケは沿岸域において，より高い海水温を経験するようになった。各河川個体群の尾叉長で補正した卵径は，調査期間にわたり小型化の傾向を呈した。いくつかの生物学的特性では，人工ふ化放流事業に起因すると考えられる人為的改変の影響が認められたものの，本研究は北日本各地の日本系サケの生物学的特性に地域的な差異が今なお存在することを示した。

水産総合研究センター研究報告

Bulletin of Fisheries Research Agency

編集委員会

編集委員長　秋山秀樹

編 集 委 員　岸田　達、中田　薫、中島員洋、内田和男、大迫典久、大関芳沖、川崎　清、檜山義明、中野秀樹、北村章二、前野幸男、板倉　茂、寺脇利信、堀川博史

平成27年３月10日　発行

発　行　所　独立行政法人　水産総合研究センター

〒220-6115　神奈川県横浜市西区みなとみらい2-3-3　クイーンズタワーＢ　15階

Fisheries Research Agency

Queen's Tower B 15F, 2-3-3, Minato-mirai, Nishiku, Yokohama, Kanagawa. 220-6115, Japan

http://www.fra.affrc.go.jp

発　行　者　宮原正典

印　刷　所　文明堂印刷株式会社

Copyright© (2015) by FRA

BULLETIN OF
FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 39
March 2015

Bull.Fish.Res.Agen.

CONTENTS

Special issue : Status reviews of enhancement and biological characteristics of chum salmon populations in Japan

Preface Shigehiko URAWA, and Masaya TAKAHASHI 1

Present status of chum salmon stocks
Toru NAGASAWA 3

Ocean distribution and migration of Japanese chum salmon
Shigehiko URAWA 9

Genetic structure of chum salmon populations in Japan
Shunpei SATO, and Shigehiko URAWA 21

Status of hatchery production of chum salmon populations in Japan
Masaya TAKAHASHI 49

Biological characteristics of chum salmon in Japan
Toshihiko SAITO, Yasutaka OKAMOTO, and Kei SASAKI 85

Abstract (JAPANESE) 121